DIE ARTGRENZE ZWISCHEN PHASEOLUS VULGARIS L. UND MULTIFLORUS LAM.

VON

HERBERT LAMPRECHT

LUND 1940, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

940

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

DIE ARTGRENZE ZWISCHEN PHASEOLUS VULGARIS L. UND MULTIFLORUS LAM.

VON

HERBERT LAMPRECHT

LIC. PHIL. BL.

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE MIT GENEHMIGUNG DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT IN LUND AM 16. NOVEMBER 1940 UM 10 UHR V. M. IM HÖRSAAL DES BOTANISCHEN INSTITUTS ÖFFENTLICH ZU VERTEIDIGEN

LUND 1940, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

DIE ARTGRENZE ZWISCHEN PHASEOLUS VULGARIS L. UND MULTIFLORUS LAM.

VON *HERBERT LAMPRECHT*
SAATZUCHTANSTALT WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

(With a Summary in English)

EINLEITUNG.

DIE in vorliegender Arbeit zu besprechenden Untersuchungen gehen bis auf das Jahr 1929 zurück. Im Winter 1929/30 wurden in der Staatlichen Versuchsanstalt für Gemüsebau in Alnarp, Åkarp, beim Durchgehen der Bohnensamen in einer Probe der englischen Sorte Early Giant zwei Samen aufgefunden, die durch ihre ganz besondere Grösse auffielen. Im übrigen hatten sie gleiche Zeichnung und Färbung wie die anderen Samen der Sorte. Die aus diesen Samen 1930 erhaltenen Pflanzen bestätigten meine Vermutung, dass sie ihren Ursprung einer Befruchtung von *Phaseolus vulgaris* L. (Early Giant) mit Pollen von *Ph. multiflorus* LAM. zu verdanken hatten. Im Gegensatz zur Muttersorte Early Giant zeigten die Pflanzen unbegrenztes Stammwachstum — sie rankten — und Lachsrote Blüten. Die spontane Befruchtung hatte wahrscheinlich im Jahr 1929 stattgefunden.

Mit Hinblick auf die in der Literatur vorhandenen Angaben, dass F_1-Pflanzen solcher Kreuzungen einen sehr hohen Grad von Sterilität zeigen und nicht selten gar keine Samen ausbilden, wurden die Narben in zwei vor dem Entfalten stehenden Knospen dieser Pflanzen reichlich mit Pollen von *Ph. vulgaris* belegt. Um soweit wie möglich eine Genanalyse der Artunterschiede durchführen zu können, wurde als Pollenspender eine reine Linie, Nr. 29, aus der französischen Brechbohnensorte de la Chine verwendet, von der die genetische Konstitution hinsichtlich u. a. Testa- und Blütenfarbe genau bekannt war. Nur eine Hülse mit zwei gut entwickelten Samen wurde als Folge dieser Bestäubungen erhalten. Im übrigen gaben die Pflanzen keine Samen, sie waren also selbststeril.

Im folgenden Jahr, 1931, entwickelten sich aus diesen zwei Samen zwei niedrige Pflanzen, also mit begrenztem Stammwachstum. Die eine dieser Pflanzen war ein Halbzwerg, der sehr spät blühte und keine Samen gab. Die zweite dagegen war ungewöhnlich kräftig und fast

voll fertil. Ihre Blüten hatten eine etwas bräunlich Weinrote Farbe. Diese mit Pollen von *Ph. vulgaris* auf F_1-Pflanzen einer spontanen Kreuzung ausgeführte Rückkreuzung wurde als *v.* × *m.* (= *vulgaris* × *multiflorus*)-Kreuzung Nr. 1 weitergeführt.

Um in dieses Kreuzungsmaterial grössere Vitalität und Frühreife einzuführen (Linie 29 zeigt unter schwedischen Verhältnissen etwas schwache Vitalität und ist ziemlich spät), wurden auf der eben erwähnten F_2-Pflanze 10 Narben mit Pollen der sehr frühreifenden und ertragreichen Linie 1 aus der schwedischen Braunen Bohnensorte Stella bestäubt. Hierdurch resultierten fünf Hülsen mit zehn gut entwickelten Samen. Diese Kreuzung erhielt die Nr. 2. — Eine dritte Kreuzung wurde 1929 in der Saatzuchtanstalt Weibullsholm zwischen der französischen Brechbohnensorte Lyonais und der Scharlachroten Schminkbohne in rein praktischer Absicht durchgeführt. — *Ph. multiflorus* ist im Keimstadium resistenter gegen niedrige Temperaturen und Pilzbefall als *Ph. vulgaris*. — Nur zwei Bestäubungen haben Samen geliefert. Das Material dieser Kreuzung wurde von mir im Herbst 1932 als reife F_3-Pflanzen übernommen.

Im Jahr 1931 wurden von mir weitere fünf Kreuzungen, Nr. 4—8, und 1933 weitere drei Kreuzungen, Nr. 9—11, zwischen verschiedenen Sorten von *Ph. vulgaris* und *multiflorus,* sowie drei Rückkreuzungen von fertilen Pflanzen aus Kreuzung Nr. 1 mit *vulgaris*-Linien ausgeführt.

Im Jahr 1933 wurde an Nachkommen von Kreuzung Nr. 1, 2 und 3 eine Beobachtung von anscheinend grosser praktischer Bedeutung gemacht. Samen dieser Kreuzungen wurden ausser in Weibullsholm auch in Nord-Schonen gesät, wo häufig Nachtfröste auftreten. Dieses Jahr gab es im Monat Mai ausnahmsweise keine solchen. Dagegen sank die Temperatur Anfang September in einer Nacht auf — 2° C. Hierbei zeigte sich, dass etwa 10 % der Pflanzen durch diesen Frost keinerlei Schaden erlitten. Und im darauf folgenden Frühjahr vertrug ein Teil der Nachkommen dieser Pflanzen sogar eine Temperatur von — 5° C. Diese interessanten und wahrscheinlich praktisch sehr wertvollen Beobachtungen berechtigten zu einer wesentlichen Vergrösserung des *v.* × *m.*-Kreuzungsmaterials. So wurden bisher über 100 *v.* × *m.*-Kreuzungen und Rückkreuzungen mit den beiden Elternarten ausgeführt sowie ein Teil dieser in 6—11 Generationen sowohl praktisch wie theoretisch eingehend studiert.

Bei dem begrenzten Umfang der vorliegenden Arbeit ist es indessen ganz unmöglich, das umfangreiche Material auch nur einigermassen

vollständig vorzulegen und zu behandeln. Das Mitgeteilte wurde jedoch sorgfältig so ausgewählt, dass es der im Titel angegebenen Problemstellung: »Eine Charakteristik der Artgrenze zwischen *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus*» soweit wie möglich gerecht wird.

Bevor ich zur eigentlichen Arbeit übergehe, ist es mir ein aufrichtiges Bedürfnis, meinem alten Freund, Volksschullehrer OSCAR WENNHOLM, innigen Dank zu sagen für die ausgezeichnete Hilfe bei der Beurteilung von *Phaseolus*-Kreuzungsmaterial während mehr als einem Dezennium. — Züchtungsleiter Dr. OLOV GELIN, Weibullsholm, bin ich sehr zu Dank verpflichtet für wertvolle Hilfe bei der zytologischen Untersuchung des Materials.

DIE BEIDEN ARTEN PHASEOLUS VULGARIS UND MULTIFLORUS SOWIE BISHER ÜBER KREUZUNGEN ZWISCHEN DIESEN BEKANNTES.

BOTANISCH-SYSTEMATISCHE ABGRENZUNG UND ZYTOLOGIE.

Laut dem Index Kewensis sind von *Phaseolus* etwa 230 Arten beschrieben, aber für ungefähr 30 von diesen ist das endemische Vorkommen unbekannt. Zur letzteren Gruppe gehören die beiden bei uns kultivierten Arten *Ph. vulgaris* und *multiflorus*.

Von den 200 Arten mit bekannter endemischer Verbreitung kommen nicht weniger als 147 auf die Neue Welt und 112 von diesen sind auf Zentralamerika einschliesslich Westindien und die nördlichen Teile von Südamerika (Brasilien, Guyana und Bolivien) konzentriert. Das Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung liegt also wohl zweifellos in Zentralamerika. Die übrigen Arten zeigen folgende Verbreitung: 14 im östlichen und südlichen Afrika, 28 im Ostindischen Gebiet, 8 im Palaearcticum, davon 7 in China und Formosa sowie 4 in Australien und Ozeanien. Ein zweites Mannigfaltigkeitszentrum scheint demnach in Ostindien zu liegen, von dem vielleicht die Arten der angrenzenden Gebiete einst ihren Ausgang genommen bzw. sich differenziert haben.

IVANOV (1928) teilt die *Phaseolus*-Arten in drei geographische Gruppen ein: 1. Die amerikanische Gruppe, 2. Die Gruppe von Süd-West-Asien und 3. die von Süd-Ost-Asien. Zur 2. Gruppe wären auch die Arten in Ost- und Süd-Afrika zu rechnen. Diese drei Gruppen sollen durch deutliche Unterschiede in Samen, Hülsen, Blüten und vegetativen Organen gekennzeichnet sein. Für die kultivierten Arten rechnet IVANOV (1937) mit vier ursprünglichen Kulturzentren: 1. Süd-Mexiko und Guatemala, 2. Die Gebirgsregion um die grossen Seen in Ost-Afrika, 3. Indien und 4. Süd-Ost-Asien.

Die beiden hier in Frage stehenden Arten *Ph. vulgaris* und *multiflorus* haben ihre einstige Heimat zweifellos in Zentralamerika bzw. den

angrenzenden Gebieten. Als Beweis hierfür kann folgendes angeführt werden: 1. Diese beiden Bohnenarten finden wir in Europa erst vom 16. Jahrhundert an; 2. Laut REINHARDT (1911) sind Samen der beiden Arten in den Gräbern der Totenfelder in Peru sowie in Nordamerika als Grabbeigabe in vorgeschichtlichen Gräbern gefunden worden; 3. Die beiden Arten gehören taxonomisch zur amerikanischen Artengruppe (HEDRICK, 1931).

Systematisch können die bedeutenderen kultivierten Arten von *Phaseolus* laut HEDRICK (1931) folgendermassen gegeneinander abgegrenzt werden:

A. Blüten gelb; linke Schiffchen-Petale gespornt; orientalische Einjährige. Hierher gehören: *Ph. aconitifolius, mungo, aureus, calcaratus* und *angularis.*

AA. Blüten weiss, cremefarben, rot oder purpurn; linke Schiffchen-Petale ohne Sporn; amerikanische einjährige und ausdauernde Arten.

B. Wurzeln knotig oder sehr verdickt; Blüten zahlreich, gross, prunkend, scharlachrot oder weiss auf langen kahlen Stielen, Keimblätter hypogäisch ..... *Ph. multiflorus*

BB. Wurzeln faserig; Blüten kleiner, weisscreme oder purpurfarben (die grösseren Typen in geringer Anzahl auf kurzen Stielen), Keimblätter epigäisch.

C. Samen ohne deutlich radiäre Linien; Blüten 8 bis 20 mm lang, auf kurzen Stielen.

D. Deckblätter klein, abfallend; Hülsen gewöhnlich kürzer als 8 cm ..... *Ph. acutifolius*

DD. Deckblätter gross, persistent, von etwa der Länge des Kelches; Hülsen gewöhnlich mehr als 10 cm lang ..... *Ph. vulgaris*

CC. Samen mit deutlichen radiären Linien; Blüten 6 mm oder kürzer, auf langen Stielen ..... *Ph. lunatus*

In den meisten systematischen Arbeiten werden als wichtige Unterschiede zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus* noch folgende zwei angeführt: Narbe bei *vulgaris* auf der Innenseite, bei *multiflorus* auf der Aussenseite des spiraligen Griffels herablaufend; das Tragblatt der Blütentraube bei *vulgaris* länger, bei *multiflorus* kürzer als die Traube

selbst. Zur letzten Angabe ist zu bemerken, dass sie nicht Allgemeingültigkeit besitzt; es gibt bei *Ph. vulgaris* auch Formen, bei denen die Infloreszenz länger ist als das Tragblatt (vgl. z. B. Fig. 9). Das folgende Schema bringt für die beiden Arten eine auf eigene Untersuchungen gegründete Gegenüberstellung der taxonomisch trennenden Eigenschaften.

Pflanzenteil	*Ph. vulgaris* L.	*Ph. multiflorus* LAM.
Keimblätter	Epigäisch.	Hypogäisch.
Blütenstände	Mit 2—3, selten mit bis zu 5 Internodien; das erste Internodium etwas länger bis höchstens zweimal so lang wie das zweite (bei Typen mit verzweigtem Blütenstand kann ihre Anzahl bis auf 11 steigen).	Mit 10—16 Internodien; das erste Internodium wenigstens dreimal, in der Regel 4—5 Mal länger als das zweite.
Blüten	Blüten kleiner. Nie mit Genen für Ausbildung von roter Blütenfarbe.	Blüten ($^1/_2$—$^4/_5$) grösser. Mit wenigstens zwei Genen für rote Blütenfarbe.
Narbe	Auf der Innenseite des Griffels herablaufend.	Auf der Aussenseite des Griffels herablaufend.
Hülsen	Glatt bis schwach schräg gerieffelt.	Mit starker Schrägriefelung, die in der Nähe der Nähte deutliche Knoten aufweist.
Samen	Kleiner; 0,14—1,0 g. Lokalisation der Testafarbe um das Hilum unbekannt.	Grösser; 0,6—1,4 g. Häufig mit Lokalisation der Testafarbe um das Hilum (vgl. Fig. 29); bei weisssamigen Formen tritt wegen Rezessivität im Grundgen keine Färbung zutage.
Stamm	Es gibt Formen mit sowohl begrenztem wie unbegrenztem Stammwachstum.	Es scheinen nur Formen mit unbegrenztem Stammwachstum bekannt zu sein.

Zytologische Untersuchungen an *Ph. vulgaris* bzw. *multiflorus* liegen vor von WAGER (1904), MARTINS MANO (1905), KARPECHENKO (1924/25), KATER (1926) und WEINSTEIN (1926). Die haploide Chromosomenzahl beträgt bei beiden Arten, gleichwie bei allen anderen bisher untersuchten *Phaseolus*-Arten, n = 11 (s. Fig. 8). Die Arbeiten von MARTINS MANO und KATER besitzen sehr geringen Wert, sie gründen sich in der Hauptsache auf Abbildungen von Artefakten. Klare Bilder sowohl der somatischen wie der Reduktionsteilung enthalten dagegen die Arbeiten von KARPECHENKO und WEINSTEIN. Eine Erfassung der Prophasestadien der Reduktionsteilung ist jedoch nicht gelungen. Laut KARPECHENKO (l. c.) sind die Chromosomen durchweg klein und zeigen

in ihrer Form nichts Individuelles. Mitunter scheinen zwei Chromosomen etwas grösser zu sein, aber eine Regelmässigkeit hierin erscheint noch nicht sicher. In gut differenzierten Präparaten kann in der Mitte der Chromosomen eine Einschnürung beobachtet werden. Bei *Ph. multiflorus* wurden nebst normalen Platten mitunter syndiploide mit 44 Chromosomen beobachtet.

DER BASTARD PHASEOLUS VULGARIS × MULTIFLORUS.

Bastarde zwischen diesen beiden *Phaseolus*-Arten dürften sicherlich aufgetreten und beobachtet worden sein, seitdem man sie in Gärten zusammen gebaut hat. Bei Nebeneinanderkultur einer grösseren Anzahl von Individuen der beiden Arten vergeht kaum ein Jahr, ohne dass vereinzelte Samen angetroffen werden, die einer Bastardierung zwischen diesen ihren Ursprung zu verdanken haben.

Schon MENDEL (1866) studierte die Kreuzung *Ph. vulgaris* ♀ × *multiflorus* ♂. Über einen Versuch in umgekehrter Richtung wurde nichts erwähnt. MENDEL sagt l. c.: »Als Samenpflanze diente *Ph. nanus* L.» (= *vulgaris* var. *nanus*), »eine ganz constante Art mit weissen Blüthen in kurzen Trauben und kleinen weissen Samen in geraden, gewölbten und glatten Hülsen; als Pollenpflanze *Ph. multiflorus* W. mit hohem windenden Stengel, purpurrothen Blüthen in sehr langen Trauben, rauhen sichelförmig gekrümmten Hülsen und grossen Samen, welche auf pfirsichblüthrothem Grunde schwarz gefleckt und geflammt sind. Die Hybride hatte mit der Pollenpflanze die grösste Aehnlichkeit, nur die Blüthen erschienen weniger intensiv gefärbt. Ihre Fruchtbarkeit war eine sehr beschränkte, von 17 Pflanzen, die zusammen viele hundert Blüthen entwickelten, wurden im Ganzen nur 49 Samen geerntet. Diese waren von mittlerer Grösse und besassen eine ähnliche Zeichnung wie *Ph. multiflorus*; auch die Grundfarbe war nicht wesentlich verschieden».

HOFFMANN (1874) erwähnt Kreuzungsversuche zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus*. Es konnten keine sicheren Kreuzungen, weder spontan noch künstlich erhalten werden. HOFFMANN fasst dies in die Worte zusammen: »Die Fähigkeit Bastarde zu bilden, ist selbst innerhalb der einzelnen Species — also unter Varietäten — mindestens sehr zweifelhaft, kann also jedenfalls als Charakter der Species im Gegensatz zur Varietät hier nicht benutzt werden». — Als Erklärung dieses jetzt eigentümlich anmutenden Resultates dürfte man sich kaum einen anderen Grund als Nichtbeherrschen der Kreuzungstechnik denken können.

KÖRNICKE (1876) hat einen spontan aufgetretenen *v.* × *m.*-Bastard beobachtet, der im Aussehen ganz der väterlichen Pflanze, dem scharlachblütigen *Ph. multiflorus* glich. Die Beschaffenheit der Narbe und die zum grössten Teil leeren Pollenkörner sowie die äusserst sparsamen Hülsen dokumentierten jedoch mit Sicherheit seine Bastardnatur. Die Samen wichen durch hellfleischfarbige Flecken von denen der väterlichen Pflanze ab. — Es fällt auf, dass die Blütenfarbe des Bastards mit der scharlachroten von *multiflorus* übereinstimmen soll. — KÖRNICKE sagt dann weiter: »Während der Bastard dem *Ph. multiflorus* näher gestanden hatte, glichen doch alle 1876 aus den Samen desselben erzielten Pflanzen dem *Ph. vulgaris*. Es ergiebt sich daraus, dass der Bastard mit Pollen der letzteren Art befruchtet war».

KÖRNICKE hat zweifellos den Bastard *Ph. vulgaris* × *multiflorus*, und zwar den hochsterilen grosswüchsigen Typus, wie er bereits von MENDEL beschrieben worden ist, beobachtet. Seine letzte Äusserung, dass die Nachkommen dieses Bastardes einer Rückkreuzung mit *Ph. vulgaris* ihre Entstehung zu verdanken haben, erscheint dagegen keineswegs sicher. Denn auch geselbstete Bastardpflanzen geben, wie wir später noch sehen werden, im Habitus hauptsächlich *vulgaris*-ähnliche Nachkommen.

E. v. TSCHERMAK (1901, 1902 und 1904) berichtet u. a. besonders eingehend über die Ergebnisse einer Kreuzung zwischen Wachs-Dattel ♀ × Rotblühende Prunkbohne ♂. Von 11 F_1-Pflanzen verblieb eine kümmerlich und kam nicht zur Blüte, die übrigen zeigten hohen, windenden Habitus, waren jedoch schwächer als die Vaterpflanzen (vier mit Topf-Vorkultur waren kräftig entwickelt). Alle hatten Lachsfarbige Blüten von etwas geringerer Grösse als die von *multiflorus* und blühten ausserordentlich lange. Die Kotyledonen der F_1-Pflanzen waren hypogäisch wie die von *multiflorus*. Der kürzere Nabel von *vulgaris* dominierte über den langen von *multiflorus*. Die grössten Bohnen der Bastarde waren stets beträchtlich kleiner als die grössten von *multiflorus* und die Schwarz auf Lilarosa marmorierte Testa von *multiflorus* dominierte über die Lichtbraune von *vulgaris*. Die grüne Hülsenfarbe dominierte, gleichwie innerhalb der Art *vulgaris*, über die gelbe. Das abgerundete Ende der Hülsen soll über das spitze dominieren. Über sonstige Form sowie Grösse der Hülsen konnte nichts sicheres ausgesagt werden, da diese Eigenschaften sehr stark vom mangelhaften Samenansatz (höchstens 2 Samen pro Hülse) beeinflusst wurden. Sechs F_1-Pflanzen, die direkt im Freiland gesät wurden, gaben zusammen nur 79 Samen, die vier Topfpflanzen, auf denen reichlich

künstliche Bestäubung vorgenommen wurde, dagegen insgesamt 379 Samen.

In bezug auf die Entwicklung von Hülsen werden ferner folgende interessante Angaben gemacht. Die während den ersten Wochen sich entwickelnden Blüten fallen fast stets ab, auch wenn sie künstlich bestäubt werden. Dann erfolgt reichlicherer Fruchtansatz (*Ph. multiflorus* verhält sich in dieser Hinsicht ähnlich wie der Bastard). E. v. TSCHERMAK wirft die Frage auf, ob nicht doch bei den späteren Blüten von *Ph. multiflorus*, die häufig ansetzen, ohne dass Insektenbesuch auffällt, Selbstbefruchtung eintreten kann.

E. v. TSCHERMAK erwähnt dann (1904, S. 90) noch kurz die F_1 von vier weiteren *Ph. vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen. In zwei von diesen trat auf den Samen Doppelmarmorierung auf, die seither auch innerhalb *Ph. vulgaris* festgestellt und analysiert worden ist (vgl. z. B. SHAW and NORTON, 1918; KRISTOFFERSON, 1924; LAMPRECHT, 1940 a). Die letzte dieser Kreuzungen wird als in der Kombination *multiflorus* ♀ × *vulgaris* ♂ angeführt. Diese Angabe dürfte auf einen Irrtum beruhen, denn man erfährt teils nichts mehr über diese Kreuzung und teils teilt E. v. TSCHERMAK selbst in einer späteren Arbeit (1933), betitelt »Über einige bei reziproker Kreuzung nur selten gelingende Bastarde» folgendes mit: Während der Bastard *Ph. v.* × *m.* wiederholt erzeugt wurde, gilt die reziproke Bastardierung in der Literatur noch immer als nicht gelungen. Und ferner: Während der erstere leicht zu erzeugen ist, gelingt die reziproke Verbindung nur in ganz seltenen Fällen. Sie ist mir zwar bei Benutzung der hohen windenden rotblühenden Feuerbohne bisher noch nicht gelungen, wohl aber des öfteren bei Benutzung von niedrigen, extrahierten weissblühenden Feuerbohnen geglückt, die also aus einer Kreuzung einer niedrigen, weissblühenden Fisole und windenden rot- und weissblühenden Feuerbohnen stammen. — Aus diesen Ausführungen von v. TSCHERMAK geht indessen hervor, dass es sich nicht um eine gelungene Kreuzung *Ph. multiflorus* ♀ × *vulgaris* ♂ handelt, wie im Titel seiner Arbeit angegeben wird, sondern um die Rückkreuzung eines neuen, *Ph. multiflorus* mehr oder weniger ähnlichen Typus mit dem einen Elter der Kreuzung (*Ph. vulgaris*).

TJEBBES (1921) hat mehrere *Ph. v.* × *m.*-Kreuzungen ausgeführt, wobei die Befruchtung mit *vulgaris* als Vater stets misslungen ist. Als Ursache hierfür wird angenommen, dass der Griffel von *multiflorus* dem Eindringen der Pollenschläuche von *vulgaris* ein Hindernis in den Weg legt. Untersuchungen hierüber wurden nicht ausgeführt. In F_1

dominierte der hohe, windende, unbegrenzt wachsende Stamm über den niedrigen, durch eine Infloreszenz abgeschlossenen. Der Habitus der F_1-Pflanzen wird als in den meisten Fällen »homogen» angegeben, was aber nicht hinsichtlich der individuellen Grösse Gültigkeit hatte. In mehreren Serien spalteten nämlich die F_1-Generationen in »Riesen» und »Zwerge». Als *vulgaris*-Sorten dienten Van Celst, Chevrier und Braune Bohne (von Prof. W. JOHANNSEN), als *multiflorus*-Sorten Weisse und Rote Prunkbohne. Wegen der geringen Individuenanzahl der einzelnen Serien (2—9) lässt sich über das Verhältnis zwischen Riesen und Zwergen leider nichts sicheres aussagen. Es könnte sich ebenso gut um das Verhältnis 1 : 1, 3 : 1 oder 1 : 3 gehandelt haben. Für gewisse Serien heisst es übrigens »nur Zwerge» oder »nur Riesen». Ein sicherer Unterschied scheint im Grössenverhältnis der Riesen und Zwerge bestanden zu haben. In den Kreuzungen mit Van Celst waren die Riesen gleich gross wie die *multiflorus*-Eltern, die Zwerge sehr klein und schwach, in den Chevrier-Kreuzungen waren die Riesen »viele Meter hoch», die Zwerge schlank, kleinblättrig und etwa 1 Meter hoch und in den Kreuzungen mit Brauner Bohne schliesslich waren die Riesen 8—10 Meter, die Zwerge etwa 75 cm hoch.

Erst in einer späteren Arbeit erwähnt TJEBBES (1927) etwas über die Fertilitätsverhältnisse der F_1 von drei dieser Kreuzungen. Von den Riesenpflanzen wurden niemals Samen erhalten und von den Zwergpflanzen nur in wenigen Fällen. Aber über diese samentragenden Zwergpflanzen heisst es l. c.: »Gerade in diesen Serien haben aber die Zwergpflanzen ziemlich normale Dimensionen». Nach künstlicher Selbstung oder Bestäubung mit Pollen von Geschwisterpflanzen wurden aber auch auf den Riesen Samen erhalten.

In der Kreuzung Chevrier × Weisse Prunkbohnen, in der beide Eltern weisse Samen haben, resultierten auf F_1 Samen mit Graurötlicher Farbe, die später dunkelbraun wurde. TJEBBES (1927) zieht daraus folgenden Schluss: »Diese Kreuzung lehrt uns nur, dass in der Chevrierbohne ein Pigmentintensivierungsfaktor anwesend ist, der mit dem Grundfaktor für *multiflorus*, *P*, der sich bekanntlich auch in den Weissen Prunkbohnen findet, zu reagieren imstande ist».

UPHOF (1922) berichtet über die F_1-Generationen von vier Kreuzungen zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus*. Ein Kreuzungsresultat wurde stets nur mit *Ph. vulgaris* als Mutter erhalten. Das Ausgangsmaterial bestand aus reinen Linien. UPHOF bezeichnet die F_1-Generationen als polymorph. Es traten dreierlei Habitustypen auf: 1) Ausgesprochene Riesenpflanzen mit *Ph. multiflorus* sehr ähnlichem Habi-

tus, 2) Zwerge mit kleinen Blättern und 3) Individuen mit rundlichen dicken, ganz dunkelgrünen Blättern. Die Kotyledonen standen stets etwas über der Erde. Die vier Kreuzungen gaben folgende Resultate.

Kreuzung 1. Braune Kochbohne × Rotblütige *multiflorus*: 7 Riesen und 5 Zwerge. Die Samen waren gleich gross oder etwas grösser als die von *Ph. vulgaris*, ihre Farbe gleich der von *multiflorus*. Alle Pflanzen waren rotblütig.

Kreuzung 2. Chevrier × Rotblütige *multiflorus*: 34 rankende Pflanzen, davon 13 *multiflorus*-ähnliche Riesen, 17 intermediäre und 4 sterile Zwerge. Rotblütig.

Kreuzung 3. Van Celst × Weissblütige *multiflorus*: 61 rankende Pflanzen, davon 16 *multiflorus*-ähnliche Riesen, 8 mit rundlichen, dicken dunkelgrünen Blättern (Palisaden doppelt länger) und 37 Zwerge. Alle Weissblütig.

Kreuzung 4. Van Celst × Rotblütige *multiflorus*: 27 rankende, rotblütige Pflanzen, davon 3 Riesen und 24 Zwerge. Ein Teil der Zwerge blühte nicht.

Laut Uphof sind die Zahlenverhältnisse wegen schlechter Keimfähigkeit der Samen schwer zu beurteilen. Insgesamt resultierten: 56 *multiflorus*-ähnliche Riesen, 8 dickblättrige Formen und 70 Zwerge. Alle waren mehr oder weniger steril.

Ten Doornkaat-Koolman (1927) fand in drei Kreuzungen alle F_1-Pflanzen mit Lachsfarbigen Blüten. 39 waren kräftig und hoch, 16 waren Zwerge (eine Kreuzung gab nur 1 Zwerg). F_1 (ausser den Zwergen) soll keine deutliche Sterilität gezeigt haben, wie sie von anderen Verfassern erwähnt wird. Aber seine F_1-Pflanzen waren sehr spät und haben auf insgesamt 55 Individuen nur 292 Samen gegeben, weshalb über ihre Sterilität allein auf Grund dieser Beobachtung kaum ein sicheres Urteil abgegeben werden können dürfte. — Von Interesse ist die Angabe dieses Forschers (l. c. S. 387), dass er auch mit *Ph. multiflorus* als Mutter Samenansatz erhalten haben soll (5 Mal unter 62 Bestäubungen). Leider erfährt man nichts darüber, ob Nachkommen erhalten wurden und wie sich diese verhalten haben, weshalb bis auf weiteres wohl eine Bestätigung dieses Resultates erforderlich erscheint.

Zytologische Untersuchungen von *Ph. v.* × *m.*-Bastarden liegen nur von Karpechenko (1924/25) vor, der seine Resultate folgendermassen zusammenfasst. »A cytological investigation of almost sterile hybrides of *Phas. vulgaris* × *Ph. multiflorus* (F_1) reveals normal spindles in the heterotypic and homotypic mitosis, the chromosomes forming normal equatorial plates, though not unfrequently one or two of them

lie apart from the others. Univalent chromosomes are evidently absent. The latter fact could not be exactly established, as the fixation of the material had been a failure. In preparations from larger buds more than once apparently normal binuclear and quadrinuclear stages of development of the embryosac were observed. A detailed analysis of the reduction division in hybrids of *Ph. vulgaris* × *multiflorus* is of interest for elucidating the problem as to the connection of the conjugation of the chromosomes to sterility.» In seiner Formulierung »heterotypic and homotypic mitosis» wird das Wort mitosis offenbar nur im Sinne von Teilung verwendet; zu verstehen ist darunter wohl erste und zweite Teilung der Meiosis. — KARPECHENKOS Ergebnisse sprechen zweifellos dafür, dass die beiden in Frage stehenden Arten in bezug auf die Struktur der Chromosomen keine nennenswerten Unterschiede aufweisen.

F_2 UND HÖHERE GENERATIONEN DER KREUZUNG PHASEOLUS VULGARIS × MULTIFLORUS.

Schon MENDEL (1866) berichtet über die zweite Generation dieser Kreuzung. Aus 49 auf F_1 geernteten Samen wurden 44 Pflanzen erhalten, von denen nur 31 blühten. MENDEL sagt: »Die Merkmale von *Ph. nanus*, welche in der Hybride sämtlich latent wurden, kamen in verschiedenen Combinirungen wieder zum Vorscheine, das Verhältniss derselben zu den dominirenden musste jedoch bei der geringen Anzahl von Versuchspflanzen sehr schwankend bleiben; bei einzelnen Merkmalen, wie bei jenen der Axe und der Hülsenform, war dasselbe indessen wie bei *Pisum* fast genau 1 : 3». MENDEL betont dann die »merkwürdige Farbenwandlung» an den Blüten und Samen der Hybriden. Von den 31 Individuen hatte nur eines die weisse Blüten- und Samenfarbe von *Ph. nanus*, die übrigen 30 zeigten Farbabstufungen zwischen Purpurrot und Blassviolett. Die Samenfarbe zeigte ähnliche Variation. Keine Pflanze war vollkommen fruchtbar, manche setzten gar keine Früchte an. Geringste Fruchtbarkeit zeigten rotblütige Formen, indem 16 solche nur 4 Samen gaben. Der Versuch wurde noch zwei Generationen unter gleich ungünstigen Verhältnissen fortgesetzt, wobei ziemlich fruchtbare Pflanzen wiederum einen Teil wenig fruchtbare oder ganz sterile gaben. Die rotblütigen blieben so wenig fruchtbar, dass sich über ihre Weiterentwicklung nichts Bestimmtes sagen lässt.

MENDEL zieht aus den Beobachtungen den Schluss, dass die Entwicklung der Hybriden hinsichtlich Gestaltung der Pflanzen denselben Gesetzen wie bei *Pisum* folgt. Hinsichtlich der Farbenmerkmale (so-

wohl Blüten wie Samen) nimmt er mit Hinblick auf die von Purpurrot bis Blassviolett variierenden Farben an, »dass die Blumen- und Samenfarbe des *Ph. multiflorus* aus zwei oder mehreren ganz selbständigen Farben zusammengesetzt sei, die sich einzeln ebenso verhalten, wie jedes andere constante Merkmal an der Pflanze». In bezug auf die unter 31 Pflanzen nur einmal aufgetretene weisse Blütenfarbe sagt MENDEL ferner: »Diese Färbung ist in der Reihe nur einmal enthalten, und könnte daher auch nur im Durchschnitte unter je 16, bei drei Farbenmerkmalen sogar nur unter 64 Pflanzen einmal entwickelt werden».

MENDEL gibt hierdurch klar die Wahrscheinlichkeit einer di-, bzw. trihybriden Spaltung in Blüten- (bzw. Samen-)-farbe an. E. v. TSCHERMAK (1923, S. 67) erwähnt in seinen erklärenden Anmerkungen zu MENDELS Text, dass überdies auch die Möglichkeit bestehe, »dass die einzelnen Faktoren von wesentlich *gleich*artiger Wirkung sind, beispielsweise gleichartige Färbung von abgestufter Sättigung bewirken. Die faktorenführenden Individuen stellen dann eine Stufenreihe dar». Laut dieser Deutung sollte also Polymerie vorliegen können, analog wie sie NILSSON-EHLE (1909) für die schwarze Farbe des Haferkorns nachgewiesen hat. Wie in vorliegender Arbeit später gezeigt wird, ist MENDELS eigene Auffassung, dass es sich um die Kombination *verschiedener Farben* handelt, die richtige.

KÖRNICKE (1876) teilt über die F_2 seiner Kreuzung nur mit, dass die Pflanzen dieser dem *Ph. vulgaris* glichen und schliesst hieraus auf eine Befruchtung der F_1-Pflanzen durch *vulgaris*-Pollen. Wie bereits erwähnt, braucht dies indessen keineswegs der Fall zu sein.

E. v. TSCHERMAK (1902, 1904, 1912) teilt die Spaltungsergebnisse von zwei Kreuzungen (Wachs Dattel bzw. Weisse Ilsenburger $\times$ Rotblütige *multiflorus*) in F_2, F_3 und F_4 mit. Folgende Resultate wurden erhalten.

Die *Stellung der Keimblätter* zeigt eine anscheinend komplizierte Spaltung, indem zwischen hypogäisch und epigäisch eine ganze Reihe von Zwischenstellungen gefunden wurden (die Klassifizierung erfolgte in 7 Klassen). Nicht berücksichtigt erscheint hierbei der Einfluss verschiedener Sätiefe.

Der *Stamm*, der in F_1 stets hoch war, spaltete in den nächsten Generationen in hoch, intermediär und niedrig. In einem anderen Fall erfolgte Klassifikation in 5 Gruppen, niedrig, hoch windend, *repens*, *nanella* und *gigas*. Die eine Kreuzung gab in F_2 118 niedrig : 26 hoch, die andere in F_2—F_4 180 niedrig : 67 intermediär : 44 hoch. Leider

liegen keine Angaben vor, in welchen Fällen der Stamm begrenztes Wachstum (durch eine Infloreszenz abgeschlossen) gezeigt hat oder nicht, für welche Eigenschaft bisher zwei Gene bekannt sind.

Die *Blütenfarbe* zeigte eine ähnliche Spaltung in eine ganze Reihe von Farben von Weiss-Blasslila bis Dunkelblutrot, wie sie bereits von MENDEL erwähnt wurde. Bei Vereinigung in zwei Gruppen, verschiedenes Rot und Weiss-Blasslila, wurde in einer Kreuzung (1912, S. 222) für F_2, F_3 und F_4 zusammen jedoch gute monohybride Spaltung gefunden, nämlich 248 Rot : 81 Weiss-Blasslila mit D/m = 0,16. Eine nähere genetische Analyse ist E. v. TSCHERMAK an seinem Material nicht gut möglich erschienen.

Auch für die Vererbung der *Färbung der Samenschale* wurden komplizierte Verhältnisse gefunden. In einem Fall spaltete F_2 annähernd 1 Marmoriert : 1 Gleichfarbig (1904, S. 71), in einem anderen wurde eine Spaltung in annähernd 3 Marmoriert : 1 Weiss gefunden (1912, S. 223), Spaltungen die beide auch innerhalb *Ph. vulgaris* zu finden sind. Dasselbe gilt auch für die Hülsenfarbe, die nach 3 Grün : 1 Gelb spaltete.

Eine interessante Mitteilung macht E. v. TSCHERMAK über die Eigenschaften kurzer Nabel (von *vulgaris*) und lange Blühzeit (von *multiflorus*), die über langen Nabel bzw. kurze Blühzeit in F_1 dominierten. Von den beiden letzteren Eigenschaften wird gesagt, dass sie »einfach verschwunden», d. h. in F_2 usw. nicht mehr aufgetreten sind (1904, S. 87).

Abschliessend sagt E. v. TSCHERMAK (1912), dass die Resultate der Kreuzungen *Ph. vulgaris* × *multiflorus* noch zu ungleichmässig und zu wenig umfangreich erscheinen, um genanalytisch bearbeitet werden zu können. Als Ursachen hierfür werden komplizierte Spaltung, Ungleichzahligkeit in der Gameten- und Zygotenbildung bzw. -entwicklung sowie Verunreinigung durch ungewollte Fremdbestäubung angenommen.

TEN DOORNKAAT-KOOLMAN (1927) findet in F_2 Spaltung nach 46 hohen : 154 niedrigen Pflanzen. Aber in F_3 sind die Resultate anders. Nachkommen von hohen gaben: 27 hoch : 14 niedrig sowie 17 anscheinend konstant hoch. Nachkommen von niedrig: 23 niedrig : 7 hoch. Vielleicht sind letztere auf Fremdbestäubung zurückzuführen. Die verschiedenen Typen der F_2 und F_3 werden in 10 Klassen eingeteilt. Ausser den kränklichen niedrigen und windenden Zwergen werden die übrigen 8 als entweder *vulgaris*- oder *multiflorus*-ähnlich bezeichnet (normal, hoch, niedrig, Riesen, Zwerge).

KOOIMAN vermutet in seiner »Monograph of the Genetics of

Phaseolus» (1931, S. 315) daher, dass in solchen Kreuzungen jede fast normale Pflanze entweder als *vulgaris*- oder *multiflorus*-Typus aufgefasst werden könnte.

In bezug auf die Blütenfarbe kommt TEN DOORNKAAT-KOOLMAN zu ähnlichen Resultaten wie schon MENDEL und E. v. TSCHERMAK; es trat eine Reihe von Farben von Scharlachrot, Dunkelviolett bis zu Blasslila-Weiss auf. Auch Hellgelb wird hier — zum erstenmal — erwähnt. Die rauhe, grobe Hülsenoberfläche von *multiflorus* soll in F_2 viel häufiger sein als die glattere von *vulgaris*.

TEN DOORNKAAT-KOOLMAN teilt seine F_2- und F_3-Pflanzen auf Grund von Isolationsversuchen hinsichtlich Fertilität in vier Gruppen ein: 1) Ziemlich fertil bei Isolation wie bei freiem Abblühen, 2) Steril bei Isolation, wenig fertil (ausnahmsweise) bei freiem Abblühen, 3) Steril bei Isolation und freiem Abblühen und 4) Steril bei Isolation, fertil bei freiem Abblühen.

TJEBBES (1927) versuchte eine Genanalyse der Testafarbe in *Ph. v.* × *m.*-Kreuzungen, die jedoch wegen teilweiser Sterilität und Kompliziertheit nicht zu klarer Auflösung führen konnte. TJEBBES ist der Ansicht, dass die beiden Arten verschiedene Grundgene für die Ausbildung von Testafarbe haben und ferner, dass sie auch keine gemeinsamen Farbengene besitzen.

ZUSAMMENFASSENDER RÜCKBLICK UND PROBLEMSTELLUNG.

In bezug auf die erste Generation von *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen ist folgendes bekannt (Eigenschaften, die auch innerhalb der Arten normal spalten, verbleiben hier unberücksichtigt).

1. Die Kreuzung erscheint bisher nur mit *vulgaris* als ♀ sicher festgestellt.

2. Die *v.* × *m.*-Bastarde werden von allen Forschern (mit Ausnahme von TEN DOORNKAAT-KOOLMAN) als ziemlich hochgradig bis ganz steril bezeichnet. Künstliche Bestäubung erhöht den Samenansatz (E. v. TSCHERMAK, 1902; TJEBBES, 1927).

3. Über die Beschaffenheit des Pollens erfährt man fast gar nichts. Nur KÖRNICKE erwähnt, dass die Pollenkörner seines spontanen Bastards zum grössten Teil leer waren.

4. Die Form der Narbe, der vielleicht wichtigste taxonomische Unterschied zwischen den beiden Arten, wird nirgends angegeben. Nur KÖRNICKE sagt in bezug auf seinen spontanen Bastard, dass sie seine Bastardnatur dokumentiert, also wohl abweichende, intermediäre Form gezeigt haben dürfte.

5. Die Stellung der Keimblätter wird von E. v. Tschermak als hypogäisch, von Uphof als etwas epigäisch angegeben.

6. Alle Verfasser sind darin einig, dass die Bastardpflanzen mit *multiflorus* grösste Ähnlichkeit haben. Die Blütenfarbe ist heller Rot als bei *multiflorus*, Lachsfarben. Körnicke stellt sie dieser Art gleich.

7. Hinsichtlich des Habitus der Bastarde scheint es in der Hauptsache zwei Typen zu geben, mehr oder weniger grosswüchsige (von halbhoch bis zu 10 Meter grossen Riesen) und Zwerge. Forscher, die eine grössere Anzahl von Bastarden beobachteten, haben stets eine nennenswerte Anzahl von Zwergen gefunden (Tjebbes, Uphof, Ten Doornkaat-Koolman). Alle Bastarde scheinen unbegrenztes Stammwachstum zu haben.

8. Die Samen sind hinsichtlich Grösse intermediär (alle Verfasser) und haben ähnliche Zeichnung wie *Ph. multiflorus* oder auch abweichende Färbung. Der kürzere Nabel von *vulgaris* soll über den langen von *multiflorus* dominieren (E. v. Tschermak).

9. Der Fruchtansatz erfolgte, ähnlich wie bei *Ph. multiflorus*, nicht in den zuerst entwickelten Blüten sondern erst in (etwa 2 Wochen) späteren (E. v. Tschermak).

Zytologisch scheint der Bastard sich gleich zu verhalten wie die beiden Eltern (Karpechenko, 1924/25).

Für die 2. und höheren Generationen ist folgendes anzuführen.

1. Die meisten Pflanzen waren auch in der 2. (und zu gewissem Teil in der 3.—4.) Generation bei weitem nicht voll fertil, ein Teil war ganz steril. Rotblütige Formen zeigen geringere Fertilität als andere. Ziemlich fertile Pflanzen können wieder ziemlich bis ganz sterile Nachkommen haben. Auch Zwerge und Riesen können ausspalten.

2. Die Stellung der Keimblätter zeigt komplizierte Spaltung zwischen hypo- und epigäisch (E. v. Tschermak).

3. Die Blütenfarbe zeigt grosse Variation, von Purpurrot und Dunkelviolett bis Blasslila und Weiss (Mendel, E. v. Tschermak, Ten Doornkaat-Koolman). Viele Farben sind wahrscheinlich aus mehreren anderen zusammengesetzt (Mendel).

4. Alle Verfasser finden einen erheblichen Teil der Individuen *vulgaris*-ähnlich. Der Stamm spaltet in hoch, intermediär und niedrig, aber in unklaren Verhältnissen (E. v. Tschermak, Ten Doornkaat-Koolman).

5. Die rauhe Hülse (von *multiflorus*) soll in F_2 häufiger vorkommen als die glatte (Ten Doornkaat-Koolman).

6. Die Samenfarben spalten kompliziert, ähnlich jener der Blüten (MENDEL, E. v. TSCHERMAK, TJEBBES).

7. Die beiden Eigenschaften langer Nabel (von *multiflorus*) und kurze Blühzeit (von *vulgaris*) sind laut E. v. TSCHERMAK (1904) in F_2 usw. nicht mehr aufgetreten.

Was man bei den bisherigen Studien der F_1-Bastarde vermisst, sind vor allem Untersuchungen des Pollens und ferner der Gestaltung der Narbe. — Dass es bisher im allgemeinen nicht gelungen ist in F_2, F_3 und F_4 Genanalysen für die vorhin besprochenen Eigenschaften durchzuführen, kann keineswegs Erstaunen erregen. Ganz abgesehen davon, dass das Material für die Analyse bei gleichzeitiger Spaltung in einer grösseren Anzahl von Genen allzu gering war, so bestehen hier mehrere andere grosse Schwierigkeiten, von denen u. a. schon E. v. TSCHERMAK einige angedeutet hat.

Das vielleicht ernsteste Hindernis für das Gelingen solcher Analysen in den niedrigeren Generationen dürfte zweifellos die hohe Sterilität sein. Wenn z. B. in F_1 90 und mehr Prozent der Gameten untauglich sind und ein ähnlich hoher Prozent Zygoten nicht zur Entwicklung gelangt, so wissen wir ja niemals welche erblichen Kombinationen nicht realisiert und damit der Beurteilung entzogen worden sind. Schon dies allein dürfte genügen, um in den niedrigeren Generationen praktisch genommen jede Analyse zu Schanden zu machen. — Ein zweites Hindernis wird in dem Umstand zu erblicken sein, dass es sich hier um die Kreuzung eines obligaten Selbstbefruchters mit einem, wenigstens in der Hauptsache, Fremdbestäuber handelt. Dies wird sich in zweierlei Weise auswirken können. Erstens wird durch das Auftreten von Selbst- und Fremdbestäubern nebeneinander der Prozent von spontanen Kreuzungen unter den ersten vielleicht beträchtlich erhöht und zusammen mit den letzteren werden sie ein unklares, schwer oder gar nicht zu deutendes Spaltungsresultat geben können. Zweitens kann erblich bedingte Selbstung mit i. ü. Fremdbestäuber-Genotypen kombiniert werden und so neuerdings das Auftreten von partieller Sterilität und damit den Ausfall gewisser Typen bedingen. Auch mit einer eventuellen Wirkung von Letalfaktoren wird vielleicht zu rechnen sein. — Ein drittes Hindernis kann in dem Umstand zu suchen sein, dass sich die beiden Arten, und vielleicht gewisse Formen derselben in höherem Grad, hinsichtlich der Konstitution des Plasmas unterscheiden. Dies kann zu mehr oder weniger unbalanzierten Kombinationen von Geno-

typus und Plasma führen, was den Ausfall von zahlreichen Gameten bzw. Zygoten bedingen kann.

In der vorliegenden Arbeit sollen diese Begleiterscheinungen solcher Artkreuzungen, soweit dies versuchstechnisch möglich war, berücksichtigt und beleuchtet werden. Die wesentlichsten Aufgaben der Arbeit dürften in folgenden vier Punkten zum Ausdruck gebracht werden können:

1) Kann die Artgrenze zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus* experimentell überbrückt werden, d. h. können konstante und fertile Linien mit verschiedenen Kombinationen der systematisch trennenden Eigenschaften der beiden Arten hergestellt werden?

2) Unter der Voraussetzung dass dies zutrifft, wird sich nach und nach die Möglichkeit einer genetischen Analyse der Artunterschiede und damit der Ursachen der Sterilitätsbarrieren ergeben.

3) Wie werden sich die Fertilitätsverhältnisse bei Kreuzung solcher artintermediärer Linien mit den Eltern und untereinander verhalten? Und wie verhalten sich in dieser Hinsicht aus *v.* × *m.*-Kreuzungen erhaltene Linien, deren Eigenschaften innerhalb des Formenkreises einer der beiden Elternarten liegen?

4) Ist vielleicht ausser einer Überbrückung der Artgrenzen durch neue Formen auch eine Erweiterung des Formenkreises über diese hinaus möglich, sodass z. B. die Sterilitätsbarrieren noch stärker werden?

Mit Hinblick auf den weiter unten folgenden Abschnitt »Ausgangsmaterial und Kreuzungsübersicht» seien hier im Anschluss an vorstehende Fragen gewisse von mir benutzte Bezeichnungen erläutert. Linien, die aus *v.* × *m.*-Kreuzungen stammen und Kombinationen der taxonomisch trennenden Eigenschaften der beiden Arten darstellen, werden als *Ph. multigaris* bezeichnet. Linien (aus solchen Kreuzungen), die in den Formenkreis von *Ph. vulgaris* bzw. *multiflorus* fallen, werden als *neovulgaris* bzw. *neomultiflorus* bezeichnet. Es erscheint möglich, dass letztere, gleichwie *multigaris*-Linien, bei Kreuzung mit *vulgaris*- bzw. *multiflorus*-Linien mehr oder weniger ausgeprägte Sterilitätsbarrieren zeigen.

BLÜTENBIOLOGIE UND METHODIK.

Der Bau der Blüte ist bei *Ph. vulgaris* und *multiflorus* derselbe. Die Blüte besteht aus fünf Blumenblättern, der Fahne, die im mittleren Teil meistens nach rückwärts gebogen ist, zwei Flügeln, die sich über das Schiffchen wölben, aber einen Teil desselben zwischen sich rück-

wärts durchtreten lassen, und dem Schiffchen, das aus den übrigen zwei gebildet wird. Die Flügel sind mit dem Schiffchen durch einen Vorsprung an ihrer Basis verbunden. Im Knospenzustand umschliesst die Fahne Flügel und Schiffchen. Die Flügel liegen unter der Fahne etwas zerknittert und übereinander gefaltet. Das Schiffchen enthält 10 Staubblätter, von denen 9 zu einer Röhre verwachsen sind; das zehnte steht frei. Schiffchen und Griffel sind zusammen stark spiralig eingerollt. Die Blüte von *Ph. multiflorus* ist bedeutend, um die Hälfte bis fast doppelt grösser als die von *Ph. vulgaris*.

Die *Phaseolus*-Arten sind im allgemeinen ausgeprägte Fremdbestäuber. *Ph. vulgaris* bildet in dieser Hinsicht eine Ausnahme; sie ist zum typischen Selbstbestäuber geworden. Gewisse Anordnungen im Bau der Blüte lassen indessen ihre einstige Eignung zur Fremdbestäubung noch erkennen. Das Herabbiegen der Flügel bedingt bei den meisten Sorten ein Herausdringen des Griffels aus dem Schiffchen und der unter der Narbe befindliche Teil des Griffels ist reichlich mit steif abstehenden Haaren besetzt, eine Einrichtung zur Überführung von Pollen durch anfliegende Insekten.

Der erhebliche Unterschied in der Grösse der Blüte dürfte für die Selbst- bzw. Fremdbestäubung der beiden Arten eine grosse Rolle spielen. Für Fremdbestäubung kommen in erster Linie Hummeln (*Bombus*), aber auch Bienen, also grössere Insekten in Betracht. Die grossen Flügel der *multiflorus*-Blüte sind hierzu wie geschaffen. Das Insekt setzt sich beim Anflug auf die Flügel und saugt den Nektar am Grund von Gynoeceum und Androeceum. Durch das Herabdrücken der Flügel kommen die reichlich mit Pollen beladene Narbe und Griffelbürste aus dem Schiffchen hervor und pressen sich an die Kopfseite des Tieres, das an dieser Stelle bereits Pollen von einer anderen Pflanze mitgebracht hat. Von kleineren Hummeln (*Bombus pratorum* L., Wiesenhummel und *B. subterraneus* L., Höhlenhummel), die mit ihren Mundteilen schwierig oder nicht zum Grund der Blüte hinabreichen, wird das Kronenrohr nahe dem Grunde aufgebissen. Durch dieses saugen dann auch Bienen.

Die Grossblütigkeit dürfte für die Fremdbestäubung sicherlich eine weitaus grössere Rolle spielen als z. B. die Rote Blütenfarbe. Hierfür spricht u. a. der gleich gute Bestäubungserfolg an Weissblütigen *multiflorus*-Sorten. Selbst habe ich unter 8 Jahren kleine Gruppen von *multiflorus*-Pflanzen (32—64) verschiedener Blütenfarbe am Versuchsfeld der *vulgaris*-Bohnen gebaut, ohne dass die Weissblütige Sorte Zar geringeren Samenansatz gezeigt hätte als die Rotblütigen.

Die kleinen Flügel von *Ph. vulgaris* sind für den Anflug solcher Insekten ungeeignet und werden von solchen auch im allgemeinen wenig besucht und wenn, dann wird der Nektar fast stets durch eine aufgebissene Stelle am Kronenrohr entnommen. Fremdbestäubung findet bei *Ph. vulgaris* nur selten statt, und hierfür können auch kleine Insekten wie z. B. Thrips in Frage kommen. Der Umfang spontaner Fremdbefruchtung überschreitet nur selten 1 %. LENZ (1921) und SCHIEMANN (1921) haben allerdings auch höhere Zahlen gefunden, und namentlich LENZ ist der Ansicht (ohne hierfür jedoch irgendwelche Beweise erbracht zu haben), dass die Fremdbefruchtung noch viel höhere Werte erreichen kann. KRISTOFFERSON (1921) hat in einem grossen Bohnenfeld an mehreren 20 m voneinander entfernten Stellen je 5—6 Samen anderer Sorten ausgesät, um so maximale Fremdbefruchtung zu erhalten. In der grossen Mehrzahl der Fälle wurde keine Fremdbefruchtung gefunden, im Durchschnitt einer solchen Versuchsserie jedoch 0,83 %, in einer anderen 0,19 % und in einer dritten 1,15 %. Ob hierbei die Sorte eine Rolle spielen kann, ist noch ungewiss. MAYER-GMELIN (1916) fand in einem Jahr 0,0—2,2 %, in einem anderen 0,35—0,72 % Fremdbefruchtung.

Selbst habe ich 12 Jahre hindurch alle vorkommenden (und feststellbaren) Fremdbefruchtungen bei reihenweiser Kultur von Linien sowie auch in Kreuzungen vermerkt. Der durchschnittliche Wert hierfür hat 0,4 % nicht überstiegen. Gewöhnlich wurden unter 550—600 Pflanzen (die Normalgrösse meiner F_2-Generationen) 1—2 fremdbefruchtete angetroffen, mitunter keine, mitunter 5—6.

Die Frequenz von spontanen Kreuzungen wurde von mir auch in einer anderen, bisher anscheinend nicht benutzten Weise, zu bestimmen versucht. In zwei *vulgaris*-Kreuzungen, die in 3 bzw. 5 Testafarbgenen spalteten und sehr grosse Vitalität, also nur sehr geringen Ausfall an Pflanzen zeigten, wurden F_3 bis F_5 mit 4,500 bzw. 14,000 Individuen gebaut. In den spaltenden Familien, die mehr als $^2/_3$ ausmachten, sollten nun entsprechend jedem Allelenpaar die dominanten Farben etwa dreimal so häufig vorkommen als die rezessiven. Gefunden wurde eine Spaltung nach 10208 dominant : 3336 rezessiv mit D/m = 0,99. Diese Abweichung vom theoretischen Spaltungsverhältnis ist als normal zu bezeichnen. Wäre eine nennenswerte Fremdbefruchtung in der vorherigen Generation eingetreten, so würde sich die Zahl der Rezessiven dementsprechend vermindert haben. Eine Fremdbefruchtung von z. B. 3 % würde den Wert von D/m allein auf 2,0 erhöht haben. Wahr-

scheinlich hat sich also auch hier die Fremdbefruchtung bei etwa 0,4 % gehalten. Jedenfalls werden Spaltungserscheinungen bei *Ph. vulgaris* durch spontane Fremdbefruchtungen kaum beeinflusst, umsoweniger wenn durch genaue Kontrolle solche Individuen entfernt werden können.

Ph. multiflorus ist ausgesprochen fremdbestäubend. Die von mir zu Kreuzungen verwendeten Linien wurden hierauf durch Abstandsisolierung überprüft. Auf den 36 Isolationsstellen der Saatzuchtanstalt Weibullsholm, die 300—500 m voneinander entfernt liegen, wurden je 2 Samen einer *multiflorus*-Sorte ausgesät und nachdem die sich entwickelnden Pflanzen etwa 70 cm Höhe erreicht hatten, die eine entfernt. Eine Übertragung von Pollen von der einen zur anderen Stelle durch Insekten ist allerdings nicht vollkommen ausgeschlossen, jedoch äusserst unwahrscheinlich. Mehr als die Hälfte der Pflanzen entwickelten keine Hülsen, die übrigen (im Jahre 1939 z. B. 13 von 36) bildeten 1—4 Hülsen aus. Aber dies geschah stets erst im letzten Teil der Vegetationsperiode. Dies stimmt mit einer von E. v. Tschermak (1902, S. 69) gemachten Beobachtung überein, der diesen Hülsenansatz als vielleicht durch Selbstung bedingt erachtet. Spezielle Untersuchungen zur Lösung dieser Frage wurden von mir nicht angestellt, jedoch sprach der Anbau der so erhaltenen Samen nicht für Fremdbefruchtung. Isolierung in Treibhäusern gibt ähnliche Resultate. Einschliessen in Pergamintüten ist dagegen ungeeignet zu solchen Untersuchungen, da praktisch genommen alle Blüten abfallen, was gleichfalls von E. v. Tschermak (1902, 1904) beobachtet worden ist.

Für das genanalytische Studium von *v.* × *m.*-Kreuzungen und zur Lösung der oben angeführten Fragen war es von grösster Bedeutung, sobald wie möglich einen hierzu erforderlichen Teil des Kreuzungsmaterials in selbstbefruchtender Form zu erhalten. Hierbei war es von grossem Wert, sich die vorhin erwähnte Beobachtung zugute machen zu können, dass die Kleinblütigkeit von *Ph. vulgaris* nicht für Fremdbestäubung durch Insekten geeignet ist. Bei der Auslese des erforderlichen Materials in höheren Generationen (von F_3 an) wurden daher kleinblütige Formen gewählt. Auf die Auswahl von Pflanzen zu weiteren Untersuchungen überhaupt hat dies aber kaum einen nennenswerten Einfluss gehabt, da Grossblütigkeit in verhältnismässig geringem Prozent auftrat. — Natürlich kam in den Kreuzungen auch — wie für *Ph. multiflorus* charakteristisch — genotypisch bedingte Fremdbestäubung vor. Wenn diese mit Kleinblütigkeit kombiniert auftrat, verblieben die Pflanzen dann gewöhnlich ohne Hülsen oder bildeten nur kleine

solche aus, die keine oder nur ganz wenig Samen gaben, wodurch derartige Formen schnell eliminiert wurden.

Die F_1-Generationen wurden teils in Abstandsisolationen, teils in Reihen nebeneinander aufgezogen. In letzteren sind einigemale spontane Kreuzungen eingetroffen, die in der folgenden Generation mit Hilfe der Testafarbe erkannt werden konnten. Von der dritten Generation an wurden, wie schon erwähnt, hauptsächlich kleinblütige Familien zu weiteren Studien benutzt. Diese bildeten übrigens in der Regel 90 und mehr Prozent der Kreuzungen. Von der fünften Generation an wurden — soweit wie möglich — aus anscheinend konstanten Familien Linien der verschiedenen Formen ausgelesen. Diese wurden dann jährlich in Reihen von etwa 40 Individuen nebeneinander vermehrt. Spontane Kreuzungen sind in diesen nicht in nennenswert grösserem Ausmass als in *Ph. vulgaris*-Linien aufgetreten. Die durchschnittlichen Werte hielten sich bei 1 %.

Kreuzungstechnik. — Zum Kreuzen wählt man gut entwickelte Knospen, die am nächsten oder zweitnächsten Morgen darauf aufblühen. Eine Kastration hat ungünstige Wirkung und ist ausserdem überflüssig. In kastrierten Blüten sinkt der Samenansatz sehr stark. Da sich die Eltern in den allermeisten Fällen schon an den Samen oder sonst an anderen Kennzeichen unterscheiden lassen, können ungewollt durch Selbstung entstandene Nachkommen in F_1 leicht entfernt werden. — Zur Bestäubung wird die Knospe mit einer Pinzette vorsichtig geöffnet und die Fahne zurückgebogen. Dann werden die Flügel etwas herabgedrückt, wobei die Narbe aus dem Schiffchen hervortritt. Zum Befruchten verwendet man eben aufgeblühte Blüten. Man kann mehrere in einem mit nassem Filtrierpapier ausgelegten Gefäss bereit halten. An diesen öffnet man den obersten Teil des Schiffchens, bricht den Griffel kurz unter der Narbe ab, wobei man den grössten Teil des Pollens mitbekommt. Damit trägt man auf die freigelegte Narbe reichlich Pollen auf und schliesst dann wiederum die Knospe.

Es gibt indessen auch Formen, besonders kleinblütige, bei denen die Narbe auf ein Herabdrücken der Flügel nicht aus dem Schiffchen hervortritt. In solchen Fällen wird am Ende der Schiffchenspirale von der offenen Stelle mit einer feinen Pinzette ein kleiner Lappen, etwa $1\,{}^1/_2$ mm^2, eingerissen und zurückgebogen. Zwischen den Staubbeuteln sieht man die glänzende Narbe, die nun mit Hilfe des abgebrochenen Griffels mit Narbe reichlich mit Pollen belegt wird. Am einfachsten steckt man letzteren dort hinein und schliesst darauf unmittelbar die Knospe. Mit dieser Methode wurden von mir die besten Ergebnisse

erzielt, weshalb sie auch allgemein zur Verwendung gelangte. Zur Bestäubung wähle man die an den ersten zwei Nodien eines Blütenstandes sitzenden Knospen und nicht die höher oben befindlichen. Letztere vertrocknen leicht. Feuchtes ruhiges Wetter begünstigt den Erfolg. Bei Bestäubung im Gewächshaus scheint auch Sonne das Ergebnis zu fördern. — Der Stiel jeder bestäubten Blüte wird natürlich mit einem Nummeretikett versehen und dieses gebucht.

Um Formen kreuzen zu können, die einen sehr grossen Unterschied in der Blühzeit aufweisen, wird, in feuchten Lagen oder im feuchten Treibhaus, die frühere Sorte entsprechend später gesät. Im Freiland, besonders in trockeneren Gegenden, geht man sicherer, wenn man von der früheren Sorte die kleinen Knospen wiederholt entfernt; die Pflanze bildet darauf längere Zeit hindurch neue aus.

Kreuzbarkeit. — Bisher scheinen von *Ph. vulgaris* keine Formen angetroffen worden zu sein, die sich nicht normal miteinander kreuzen liessen. In einer meiner Kreuzungen (Nr. 40) ist jedoch das Auftreten von partieller Sterilität bis zu etwa 70 % beobachtet worden. Vielleicht handelte es sich in diesem Fall, der jetzt weiter untersucht wird, um Verschiedenheiten in der Chromosomenstruktur der beiden Elternlinien. Die meisten *Ph. vulgaris*-Linien konnten auch mit *multiflorus*-Pollen befruchtet werden, wenn auch der Prozent erfolgreicher Bestäubungen weit hinter dem normalen zurückbleibt. Einige wenige Kombinationen, so z. B. die mit den kleinen Perlbohnen von *vulgaris* als ♀ sind bisher misslungen. Da indessen von dieser Kombination bisher nur 20 Bestäubungen ausgeführt worden sind, darf dies meiner Ansicht nach noch nicht als stärkere Barriere zwischen gewissen Linien aufgefasst werden.

Wie bereits früher erwähnt wurde, sind bisher keine sicheren Fälle bekannt geworden, in denen es gelungen ist, *Ph. multiflorus* mit Pollen von *vulgaris* zu befruchten. Selbst habe ich diese Kombination bisher 240 Mal, aber stets ohne Erfolg versucht. Die Griffel solcher, kastrierter *multiflorus*-Blüten, deren Narben mit *vulgaris*-Pollen reichlich belegt worden waren, wurden nach 12, 18 und 24 Stunden in je zehn Fällen geschnitten und mikroskopisch untersucht. Es zeigte sich, dass der *vulgaris*-Pollen wohl keimte, aber im besten Fall konnte das Einwachsen eines Pollenschlauches bis in die Hälfte der ersten Griffelspirale beobachtet werden.

Man kann es daher wohl für wahrscheinlich halten, dass das *multiflorus*-Griffelgewebe dem einwachsenden *vulgaris*-Pollenschlauch einen zu grossen mechanischen Widerstand entgegensetzt.

AUSGANGSMATERIAL UND KREUZUNGSÜBERSICHT.

Während der Zeit von 1929—1940 sind insgesamt 126 verschiedene Kreuzungen zwischen *vulgaris*-, *multiflorus*-, *multigaris*- und *neovulgaris*-Linien bzw. Familien ausgeführt worden. Linien von *neomultiflorus* sind dagegen noch nicht zu Kreuzungen herangezogen worden.

Die Abgrenzung der drei Formenkreise *multiflorus*, *multigaris* und *neovulgaris* gegeneinander ist zuweilen ohne experimentelle Studien nicht durchführbar (gleiches dürfte auch für *neomultiflorus* gelten). Eine Definition für die Abgrenzung von *multigaris*, *neovulgaris* und *neomultiflorus* wurde bereits früher gegeben. Formen von *multigaris* repräsentieren Kombinationen der taxonomisch trennenden Eigenschaften von *multiflorus* und *vulgaris*. Aus *v.* × *m.*-Kreuzungen erhaltene Formen, die taxonomisch mit *vulgaris* bzw. *multiflorus* übereinstimmen, sollen als *neovulgaris* bzw. *neomultiflorus* bezeichnet werden. In solchen Kreuzungen kommen indessen, wie wir später sehen werden, nicht selten ganz neue, erblich bedingte Eigenschaften und damit Formen zutage. In bezug auf solche ist es dann ohne neuerliche genanalytische Untersuchung natürlich kaum möglich, sich darüber auszusprechen, ob sie als das Ergebnis von z. B. Mutationen innerhalb der Erbmasse einer der Eltern oder von neuen Genkombinationen beider Elternarten anzusprechen sind. Bis auf weiteres sollen diese in den Formenkreis von *multigaris* eingereiht werden. — Auch die Abgrenzung gegen die beiden hier in Frage stehenden Arten kann Schwierigkeiten verursachen, wenn es sich um Material unbekannter Herkunft handelt und dieses gewisse sonst im Formenkreis der Art unbekannte Eigenschaften aufweist.

Nicht alle zu den Kreuzungen benutzten Eltern waren Linien. In solchen Fällen handelte es sich um einheitliche Familien. Solche wurden namentlich zu Kreuzungen in rein praktischer Absicht benutzt (z. B. zur Erhöhung von Kälteresistenz, Eiweissgehalt usw.). Einheitliche Familien stellen auch die Linien von *Ph. multiflorus* dar.

KREUZUNGSELTERN.

Zu den 126 Kreuzungen wurden als Eltern verwendet:

Von *Ph. vulgaris*: 35 Linien;

Von *Ph. multiflorus*: 5 Linien und eine einzelne abweichende Pflanze;

Von *Ph. multigaris*: 20 Linien und 4 Familien;

Von *Ph. neovulgaris*: 3 Linien und 5 Familien.

Im folgenden werden nur jene Linien bzw. Familien kurz beschrieben, die zu den später besprochenen Kreuzungen verwendet worden sind. Hinsichtlich der angeführten Genformeln oder Typenbezeichnungen sei bzgl. Blütenfarbe auf LAMPRECHT (1936 a), bzgl. Testafarbe auf LAMPRECHT (1935 a, 1939 a und 1940 a) und bzgl. Teilfarbigkeit auf LAMPRECHT (1934 b und 1940 b) verwiesen. Im übrigen wird von Fall zu Fall die einschlägige Literatur angegeben.

PHASEOLUS VULGARIS.

Linie 1. Aus der schwedischen Braunen Bohne Stella. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Laeliafarbig: $P\,v_{lae}$; Testafarbe Bister: *P C J G*. Hülsen grün, stark fädig und mit starker Membran.

Linie 10. Aus der englischen Wachsbohnensorte Golden Eyed. Unbegrenztes Stammwachstum, aber nur halbhoch. Blütenfarbe Weiss: *P t*; Testafarbe Bister: *P C J G*. Hülsen gelb, fädig, mit Membran.

Linie 29. Aus der französischen Brechbohne de la Chine. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *P v*; Testafarbe Geschwefeltes Weiss: *P C*. Ist in allen übrigen Genen für Testafarbe und Modifikation dieser rezessiv. Hülsen grün, fädig, mit Membran.

Linie 30. Aus der französischen Brechbohne Lyonais. Zum Kreuzen wurde die Handelssorte verwendet. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Laeliafarbig: $P\,v_{lae}$; Testafarbe Mineralbraun: *P C J G B*. Enthält übrigens die beiden Modifikationsgene *Vir* und *Och* dominant. Hülsen grün, lang und spitz, etwas fädig, mit schwacher Membran.

Linie 33. Aus der französischen Brechbohne l'Inépuisable. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *p*; Testafarbe Weiss: *p J G B V*. L. 33 ist rezessiv im Gen *ram* und hat im Zusammenhang hiermit verzweigte Infloreszenz; vgl. LAMPRECHT (1935 b) sowie Fig. 13 in dieser Arbeit. Hülsen dunkelgrün, fädig, mit Membran.

Linie 34. Aus der deutschen Perlbohnensorte Tausend für Eine. Begrenztes Stammwachstum; bildet jedoch nicht selten kurze Ranken aus. Blütenfarbe Weiss: *p*; Testafarbe Weiss: *p* (weitere genotypische Konstitution nicht untersucht). Hülsen grün, fädig, mit Membran, klein.

Linie 42. Aus der deutschen Brechbohne Hundert für Eine. Begrenztes Stammwachstum. Bildet jedoch in Schweden bei später Saat gewöhnlich kurze Ranken aus (Reaktion auf Tageslänge?). Blütenfarbe Weiss: *P v*; Testafarbe Maisgelb: *P J G*. Hülsen grün, ohne Fäden, mit sehr dünner Membran, mittelgross.

Linie 52. Aus der Kreuzung von L. 34 × L. 25, schwedische Braune Bohne erhaltener früher Perlbohnentypus; etwa 2 Wochen früher als L. 34. Blüten Laeliafarbig: $P\ v_{lae}$; Testafarbe Bister: *P C J G.* Hülsen grün, fädig, mit Membran.

Linie 53. Aus der in vielen Botanischen Gärten unter der Bezeichnung *Ph. atropunctatus* verbreiteten Varietät von *Ph. vulgaris.* Kreuzungen zwischen *Ph. atropunctatus* und Varietäten von *Ph. vulgaris* haben dargetan, dass diese »Gartenart» nicht von *Ph. vulgaris* getrennt werden kann. Es wurden nur voll fertile Nachkommen erhalten. Unbegrenztes Stammwachstum, halbhoch, sog. Reiserbohne. Blütenfarbe Bischofsviolett (besonders lebhaft): *P V.* Testafarbe Violettschwarz R_{res} bespritzt/Graulich Indigo: $P\ c\ J\ G\ B\ V\ R_{res}$. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Samennabel eingesenkt.

Linie 88. Diese Linie wird hier nur angeführt, da in der Sorte, der englischen Brechbohne Early Giant, aus der sie stammt, die spontane Kreuzung mit rotblütiger *multiflorus* aufgetreten ist, die den beiden Kreuzungen Nr. 1 und 2 (siehe Einleitung) sowie weiteren Rückkreuzungen innerhalb Familien dieser zugrundeliegt. Mehrere *multigaris*-Linien entstammen diesen Kreuzungen. Linie 88 hat begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *P t.* Testazeichnung: *virgata*-teilfarbig. Testafarbe Kastanien-Rotbraun. Hülsen grün, fädig, mit Membran.

Linie 107. Ausgelesen aus einer spontanen Kreuzung in Flageolet Wachs. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Bischofsviolett: *P V*; Testafarbe Blass Glaucescens: *P V.* Hülsen gelb, fädig, mit Membran.

Linie 108. Ausgelesen aus einer spontanen Kreuzung unbekannter Herstammung. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Laeliafarbig mit Farbenverstärkung am inneren oberen Rand der Fahne: $P\ v_{lae}\ Aeq$; Testafarbe Weinrot R_{st}/Rohseidengelb: $P\ J\ R_{st}$. Hülsen grün, fädig, mit Membran.

Linie 124. Aus der deutschen Brechbohnensorte Konserva. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *P v*; Testafarbe Trübrosa marmoriert und gestreift auf Weiss ohne farbigen Hilumrand: $P\ R_{ma}$. Hülsen grün, ohne Fäden und ohne Membran.

Linie 130. Aus der deutschen Brechbohnensorte Hinrichs Riesen. Begrenztes Stammwachstum. Blüten: Laeliafarbig mit Farbenverstärkung am oberen inneren Rand der Fahne: $P\ v_{lae}\ Aeq$; Testafarbe Trübrosa gestreift auf Weiss ohne farbigen Hilumrand: $P\ R_{st}$. Hülsen grün mit rotlila Streifen, ohne Fäden und ohne Membran. Grosse Vorblätter.

Linie 160. Aus der französischen Brechbohnensorte Merveille de Genève. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Bischofsviolett: *P V*; Testafarbe Schwarz: *P C J G? B V*. Hülsen grün, dickwandig, ohne Fäden, ohne Membran.

Linie 161. Frühe schwedische Wachsbohne Express. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Laeliafarbig: $P\ v_{lae}$; Testafarbe Lebhaft Schamois. Hülsen gelb, ohne Fäden, mit ganz unbedeutender Membran.

Linie 164. In einer Kreuzung Mont d'or × Roi des verts als Mutation von Dr. B. KAJANUS angetroffen. Vor allem charakterisiert durch die nach abwärts gerichteten Blätter: dominantes Gen *Sur* (LAMPRECHT, 1937). Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *p*. Keimblätter im Samen grünlich. Testafarbe Weiss: *p*. Hülsen grün, mit Fäden und Membran.

Linie 170. Angetroffen in der schwedischen Schwertbohne Favorit. Vor allem ausgezeichnet durch die einfachen Blätter, bedingt durch das rezessive Gen *uni* (LAMPRECHT, 1935 c). Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *p*; Testafarbe Weiss: *p c J G B v*. Hülsen grün mit elliptischem Querschnitt (also nicht platt wie Favorit), mit Fäden und Membran.

Linie 190. Schwesterlinie zu L. 108, gleiche Eigenschaften wie diese (s. d.).

Linie 195. Ausgelesen aus meiner Kreuzung Nr. 23: L. 4, Saxonia × L. 33 (s. oben). Vor allem charakterisiert durch die dreifache Verzweigung der Infloreszenzen: *ram iter* (s. LAMPRECHT, 1935 b). Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *p*; Testafarbe Weiss: *p*. Hülsen gelb, mit Fäden und Membran.

Linie 214. Ausgelesen aus meiner Kreuzung Nr. 12, L. 27, de Digoin, *P J* × L. 29, de la Chine, *P C*. Ausgezeichnet durch Anwesenheit des Grundgens für Testafarbe *P*, aber gleichzeitigem Fehlen aller Farbgene (sog. Indikatorlinie). Testafarbe Weiss: *P*. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *P v*. Hülsen gelb, fädig und mit Membran.

Linie 387. Herstammung unbekannt. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Laeliafarbig: $P\ v_{lae}$; Testafarbe Schamois. Hülsen grün, etwas fädig, schwache Membran.

Linie 418. Frühe Perlbohne, ausgelesen aus meiner Kreuzung Nr. 232, L. 52 (s. o.) × L. 124 (s. o.). Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *p*; Testa Weiss: *p*. Hülsen grün, fast ohne Fäden und Membran.

Linie 901. Aus der hohen Brechbohne Juli. Unbegrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *p*; Testafarbe Weiss: *p*. Hülsen grün, fast ohne Fäden und Membran.

PHASEOLUS MULTIFLORUS.

Linie 25. Aus der Sorte Zar. Unbegrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss mit ganz schwacher lila Tönung. Testafarbe Weiss.

Linie 26. Aus der Sorte Scharlachrote (Rotblütige). Unbegrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Scharlachrot. Testafarbe Schwarz (bis Violettschwarz) auf Turmalinfarbigem Grund marmoriert. Marmorierung konzentrisch um das Hilum (vgl. Fig. 29).

Linie 27. Aus der Sorte Painted Lady (Zweifarbige). Unbegrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Hell Scharlach/Blassrosa. Die erste Farbe gilt für die Fahne, letztere für die Flügel. Dunkelbraun und Oliv auf Rohseidenfarbig marmoriert. Marmorierung konzentrisch um das Hilum.

PHASEOLUS MULTIGARIS (EINSCHLIESSLICH UNSICHERER NEOVULGARIS BZW. NEOMULTIFLORUS).

Linie 1. Ausgelesen aus F_7 meiner *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 1 (siehe Einleitung u. weiter unten). Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Salmonrosa. Testafarbe Claret Braun/Rötlich Rohseiden (der Teilstrich / gibt stets an, dass die erste Farbe auf letzterer als Grund marmoriert ist). Keimblätter in Plus-Stellung. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Alle übrigen Eigenschaften mit *vulgaris* übereinstimmend. Von *Ph. multiflorus* stammt demnach die Blütenfarbe, Keimblattstellung und wahrscheinlich die Testafarbe (bisher bei *vulgaris* unbekannt).

Linie 2. Ausgelesen aus F_7 meiner *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 1. Begrenztes Stammwachstum. Blütenfarbe Weiss: *P t.* Testafarbe Claret Braun. Teilfarbigkeit der Testa: *virgarcus*-Typus. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Keimblattstellung *vulgaris*. Nur die Testafarbe kann hier von *Ph. multiflorus* stammen, was noch nicht einwandfrei bewiesen ist, weshalb sie vielleicht zu *neovulgaris* gehört.

Linie 3. Ausgelesen aus F_7 meiner *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 1. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Laeliafarbig: $P\, v_{lae}$. Testafarbe Ockerrot. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Keimblattstellung *vulgaris*. I. ü. gilt dasselbe wie für L. 2.

Linie 13. Herstammung wie bei L. 2. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Laeliafarbig: $P\, v_{lae}$. Testafarbe Dunkel Mummybraun. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Keimblattstellung sowie alle übrigen Eigen-

schaften mit *vulgaris* übereinstimmend. Nur die Testafarbe kann hier von *Ph. multiflorus* stammen.

Linie 17. Herstammung wie bei L. 2. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Salmonrot, etwas verstärkt. Testafarbe Ockerrot. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Keimblattstellung Plus. Sowohl Blütenfarbe wie Keimblattstellung stammen von *Ph. multiflorus*, was auch für die Testafarbe gelten kann. I. ü. wie *Ph. vulgaris*.

Linie 33. Aus einer spontanen Kreuzung zwischen *Ph. vulgaris* × *multiflorus* (Elternsorten unbekannt). Begrenztes Stammwachstum wie bei *Ph. vulgaris*. Blüten Reinweiss, also nicht mit dem Weiss mit schwach Lila Tönung der *multiflorus*-Sorte Zar übereinstimmend. Testafarbe Weiss. Samenform eiförmig wie bei vielen *vulgaris*-Sorten. Hülsen grün, fädig, mit Membran; stark schräg geriefelt wie bei *multiflorus*. Narbe von *transversus*-Form, also einer konstanten Zwischenform zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus*. Keimblattstellung hypogäisch. Blütenstände vom *multiflorus*-Typus.

Linie 41. Aus einer spontanen Kreuzung zwischen *Ph. vulgaris* × *multiflorus* (Elternsorten unbekannt). Begrenztes Stammwachstum wie bei *Ph. vulgaris*. Blüten Scharlachrot. Testafarbe Schwarz (bis Violettschwarz) auf Turmalinfarbigem Grund marmoriert. Marmorierung wie bei *vulgaris* über die ganze Testa verbreitet. Übrige Eigenschaften wie bei *Ph. multiflorus*. Über die Klassifikation dieser Linie als *multigaris, neomultiflorus* bzw. *multiflorus* kann man im Zweifel sein. Ihr Verhalten in Kreuzungen mit *Ph. vulgaris* weicht aber stark von dem der übrigen *multifloris*-Linien ab.

KREUZUNGSÜBERSICHT.

Die Übersicht in Tab. 1 bezweckt zweierlei. Erstens soll sie Bescheid geben über den verschiedenen Grad des Gelingens von Kreuzungen bei Verwendung verschiedener Linien der beiden Arten sowie von Linien des *multigaris*-Formenkreises. Zweitens soll sie über den Umfang der Bearbeitung der einzelnen Kreuzungen orientieren. In bezug auf die F_1-Generationen sei auf das nächste Kapitel verwiesen.

Mit Hinblick auf die in Tab. 1 mitgeteilten Zahlen ist folgendes anzuführen. Wo in den Kolonnen für F_2 bzw. F_3—F_{11} Striche eingesetzt sind, bedeutet dies, dass keine solchen Generationen ausgesät worden sind. Wo dagegen Nullen eingesetzt sind, gibt dies an, dass keine F_2 gesät werden konnte, da die F_1-Generation gar keine Samen gab. Dies kann und hat verschiedene Ursachen gehabt. In gewissen Fällen waren die Samen nicht entwicklungsfähig, in anderen entwickelten sie anfangs

TABELLE 1. *Kreuzungsübersicht.*

Kreuzungs-		Anzahl			Anzahl gesäte Samen in	
Nr.	Eltern	Bestäubungen	erhaltene Samen	Samen pro Bestäubung	F_2	F_3—F_{11}
1	Spont. Kr. × *v.* L. 29 .	2	2	1,0	62	14,086
2	F_1 Kr. 1 × *v.* L. 1	10	10	1,0	94	3,370
3	Lyonais × *m.* Rotbl.	20	6	0,3	42	9,761
4	*v.* L. 1 × *m.* L. 27	20	30	1,5	62	4,447
5	*v.* L. 53 × *m.* L. 25 ...	40	56	1,4	320	3,244
6	*v.* L. 33 × *m.* L. 26 ...	20	6	0,3	0	0
7	*v.* L. 34 × *m.* L. 26 ...	10	8	0,8	0	0
8	*v.* L. 34 × *m.* L. 27 ...	10	4	0,4	0	0
9	*v.* L. 161 × *m.* L. 26 ...	50	144	2,9	523	4,639
10	*v.* L. 160 × *m.* L. 25 ...	60	73	1,2	32	2,235
11	*v.* L. 124 × *m.* L. 27 ...	30	101	3,4	443	3,309
12	*v.* L. 161 × *mg.* Fam. aus Kr. 1, F_5	70	100	1,4	239	2,733
13	*v.* L. 160 × *mg.* Fam. aus Kr. 1, F_5	70	70	1,0	265	5,231
14	*v.* L. 124 × *mg.* Fam. aus Kr. 1, F_5	63	60	1,1	324	6,037
15	*v.* L. 124 × *m.* L. 25 ...	50	111	2,2	100	—
16	*v.* L. 130 × *m.* L. 27 ...	20	73	3,6	400	—
17	*v.* L. 901 × *m.* L. 27 ...	40	0	0	0	0
18	*v.* L. 1 × *mg.* L. 33.....	50	111	2,2	0	0
19	*v.* L. 52 × *mg.* L. 33 ...	50	140	2,8	200	473
20	*v.* L. 124 × *mg.* L. 33...	80	107	1,3	100	—
21	*v.* L. 147 × *mg.* L. 33...	30	18	0,6	100	—
22	*v.* L. 161 × *mg.* L. 33...	80	58	0,7	200	941
23	*v.* L. 214 × *mg.* L. 33...	60	100	1,7	295	900
26	*v.* L. 10 × *m.* L. 27.....	30	29	1,0	25	—
27	*v.* L. 42 × *m.* L. 26.....	30	4	0,1	0	0
28	*mg.* L. 33 × *m.* L. 26...	75	19	0,3	75	—
29	*mg.* L. 33 × *m.* L. 27...	35	45	1,3	200	1,272
30	*v.* L. 108 × *m.* L. 25 ...	70	113	1,2	—	—
31	*v.* L. 235 × *m.* L. 27 ...	130	57	0,4	0	0
32	*v.* L. 10 × *mg.* L. 33 ...	30	59	2,0	—	—
33	*v.* L. 42 × *mg.* L. 41 ...	20	33	1,6	0	0
34	*v.* L. 53 × *mg.* L. 33 ...	30	37	1,2	400	—
35	*v.* L. 387 × *mg.* L. 2 ...	60	147	2,4	200	400
36	*v.* L. 387 × *mg.* L. 1 ...	50	159	3,2	100	—
37	*v.* L. 53 × *mg.* L. 1 ...	20	53	2,6	—	—
38	*v.* L. 53 × *mg.* L. 2 ...	20	81	4,0	500	500

Kreuzungs-		Anzahl			Anzahl gesäte Samen in	
Nr.	Eltern	Bestäubungen	erhaltene Samen	Samen pro Bestäubung	F_2	F_3—F_{11}
39	*v.* L. 53 × *mg.* L. 3.....	20	73	3,6	500	500
40	*v.* L. 164 × *m.* L. 27 ...	70	46	0,7	100	560
41	*v.* L. 164 × *mg.* L. 33...	30	46	1,5	300	—
42	*v.* L. 170 × *mg.* L. 41...	30	48	1,6	100	—
43	*v.* L. 190 × *mg.* L. 33...	60	68	1,1	—	—
44	*v.* L. 195 × *m.* L. 27 ...	60	58	1,0	500	570
45	*v.* L. 214 × *m.* L. 27 ...	70	153	2,2	200	—
53	*v.* L. 107 × *m.* L. 26 ...	50	131	2,6	200	—
67	*v.* L. 214 × *mg.* L. 13...	30	61	2,0	600	600
70	*v.* L. 108 × *mg.* L. 17...	30	98	3,3	300	—
72	*v.* L. 214 × *mg.* L. 17...	30	40	1,3	300	—

anscheinend gesunde Pflanzen, die wahrscheinlich infolge von Letalgenen dann alle etwa gleichzeitig zugrunde gingen. In anderen Fällen wiederum waren die F_1-Pflanzen hochgradig steril oder gaben keine ausgereiften Samen.

Ein Studium der Zahlen für die pro Bestäubung erhaltene Anzahl Samen, die also den Ansatz angibt, zeigt, dass sich verschiedene Kreuzungen in dieser Hinsicht sehr ungleich verhalten. Bei Kreuzung zwischen *vulgaris*-Linien hat man — bei guter Beherrschung der Kreuzungstechnik — in der Regel mit einem Ansatz von etwa 3 Samen pro Bestäubung zu rechnen. Solche Werte sind hier nur in 8 von 47 Kreuzungen erhalten worden. In einer wurde gar kein Samenansatz erzielt, in 16 wurde höchstens 1 Same, in 17 1,1—2 Samen pro Bestäubung erhalten. Ferner ist ersichtlich, dass man in reinen *vulg.* × *multifl.*-Kreuzungen ebensogut hohe wie niedrige Werte erhalten kann. So wurden bei Kreuzung mit der *multiflorus*-Linie 27 4 Werte unter 1, 4 Werte von 1—2 und 3 Werte über 2 erhalten. In Kreuzungen mit *multigaris*-Linien gab es 2 unter 1, 13 von 1—2 und 8 über 2. Natürlich sind diese Zahlen mit relativ grossen Fehlern behaftet. Sie sollen aber auch nur orientierenden Wert haben. Für gewisse der Zahlen ist jedoch — auch ohne statistische Bearbeitung — ersichtlich, dass signifikative Unterschiede vorhanden sind. So wurde z. B. Kr. 31 vier Jahre mit zusammen 130 Bestäubungen wiederholt ohne einen höheren Wert als 0,4 zu erreichen, während Kr. 38 oder 39 sofort bei den ersten 20 Bestäubungen Werte von 3—4 gaben.

DIE F_1-GENERATIONEN VON PHASEOLUS VULGARIS × MULTIFLORUS.

Während den Jahren 1933—1939 wurden insgesamt die F_1-Generationen von 25 verschiedenen *v.* × *m.*-Kreuzungen untersucht. In jeder dieser Kreuzungen wurde jährlich der Samenansatz pro Pflanze vermerkt und eine eingehende Pollenanalyse in jedem der vier Jahre

Fig. 1. Riesenpflanze (im Hintergrund mehrere) aus F_1 von *Ph. vulgaris* × *multiflorus*.

1936—1939 ausgeführt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen der Fertilität sollen der Übersichtlichkeit halber weiter unten in Tabellenform mitgeteilt werden. Hier sei erwähnt, dass stets nur gut entwickelte Samen zur Saat gelangten. Bevor die Beschreibung der einzelnen F_1-Generationen folgt, ist es am Platze kurz über die Art der Bezeichnung und Beschreibung gewisser Eigenschaften zu berichten.

Der *Habitus* wird durch die Bezeichnungen: *normale Riesen, multiflorus*-Typus und *hohe Zwerge*, oder durch besondere Beschreibung angegeben.

Normale Riesen sind Pflanzen, die unbegrenztes Stammwachstum zeigen, eine Höhe von wenigstens 3,5 Meter erreichen, reich verzweigt sind, normales Grün haben und reichlich blühen bis ihnen der Frost Einhalt gebietet. Fig. 1 zeigt eine solche Pflanze; im Hintergrund mehrere. Das ungewöhnlich starke Wachstum solcher Pflanzen ist wahrscheinlich teils auf Heterosis, teils auf ihre ziemlich hochgradige

Fig. 2. Hohe Zwerge, d. h. mit unbegrenztem Stammwachstum, aus F_1 von *Ph. vulgaris* × *multiflorus*.

Sterilität — die wenigen ausgebildeten Hülsen verbrauchen nur geringe Assimilatmengen — zurückzuführen.

Der *multiflorus*-Typus unterscheidet sich von den Riesen nur durch die geringere Grösse, er wird etwa 1,8—3,5 Meter hoch.

Der Habitus der *hohen Zwerge* ist aus Fig. 2 ersichtlich. Die Bezeichnung hoch gibt hier unbegrenztes Stammwachstum an. Sie erreichen eine Höhe von 20 bis etwa 50 cm, sind gewöhnlich etwas verzweigt und stets ausgesprochen kleinblättrig. Ihre Blattfarbe ist ein etwas gelbliches Graugrün, das einen kränklichen Eindruck macht. In

den meisten Achseln sitzen kleine Spross- bzw. Knospenanlagen, die sich nur selten bis zur Blüte entwickeln. In einzelnen Fällen ist es vorgekommen, dass sich gegen Ende der Vegetationsperiode ein paar kleine Hülsen bildeten, die jedoch niemals keimfähige Samen enthielten. Diese Zwerge sind also in der Regel vollkommen steril.

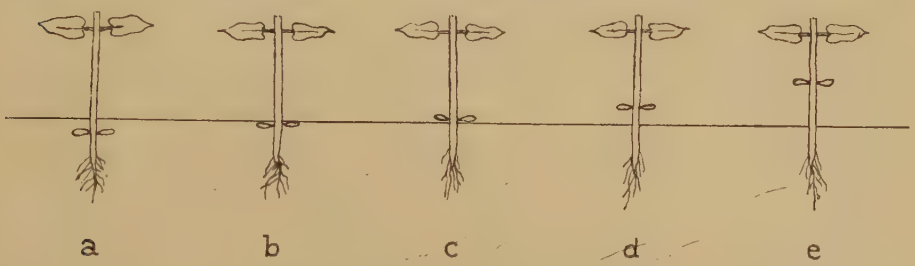

Fig. 3. Die verschiedenen Keimblattstellungen, nach denen das Material in *Ph. vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen klassifiziert worden ist. *a* = *multiflorus*-, *b* = *Minus*-, *c* = *Null*-, *d* = *Plus*- und *e* = *vulgaris*-Typus.

Die *Stellung der Keimblätter* wurde bei der Beurteilung auf fünf verschiedene Klassen verteilt, die in Fig. 3 in ihrer typischen Form wiedergegeben sind. Wenn die Keimblätter so tief am Stamm sitzen, dass sie 1—2 cm unter der Erdoberfläche zu liegen kommen, so hat man es mit dem ausgesprochen hypogäischen, dem *multiflorus*-Typus

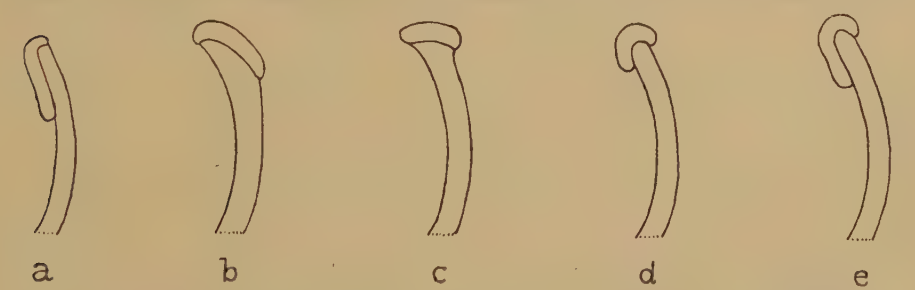

Fig. 4. Die in *Ph. vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen ausgespaltenen Narbenformen. *a* = *vulgaris*-, *b* = *multiflorus*-, *c* = *transversus*-, *d* = *pilleus*- und *e* = *introrsus*-Form. Die Behaarung des Griffels ist nicht eingezeichnet.

zu tun. Der Minus-Typus hat dieselben unbedeutend unter dem Boden, der Null-Typus an der Bodenfläche, der Plus-Typus 1—2 cm ober dem Boden und der typisch epigäische, der *vulgaris*-Typus, höher am Stamm. Die Höhenlage der Keimblätter am Stamm wird in gewissem Grad von der Sätiefe beeinflusst. Gleichmässige solche (4—5 cm tief) ist daher für ein sicheres Beurteilungsresultat erforderlich. Vielleicht wäre es für eine voll exakte Analyse vorteilhafter, den Abstand der Keimblätter von der ersten Stammverzweigung anzugeben.

Die *Narbe* kommt in Kreuzungsmaterial von *Ph. v.* × *m.* in fünf typisch verschiedenen Formen vor. Die F_1-Pflanzen solcher Kreuzungen zeigten alle dieselbe, die sog. *pilleus*-(= Mützen)-Form. In Fig. 4 sind alle fünf Formen abgebildet. Von links nach rechts zeigt diese Figur:

1) Die *vulgaris*-Form. Bei dieser ist die Narbe am spiralig gekrümmten Griffel auf der Innenseite herablaufend. Ihr oberes Ende bedeckt das Ende des Griffels, scheint aber niemals auf die Aussenseite desselben hinüberzureichen. Die Länge ihres herablaufenden Teils beträgt etwa das Vierfache ihrer Dicke.

2) Die *multiflorus*-Form. Diese wird in systematischen Arbeiten als auf der Aussenseite herablaufend bezeichnet. Wie aus der Fig. ersichtlich, bildet sie indessen kein Gegenstück zur *vulgaris*-Form. Bei ihr ist auch das Ende des Griffels umgebildet; dieses ist deutlich erweitert und nach der Aussenseite zu stark abgeschrägt. Auf dieser Abschrägung, die weich in die Aussenseite des Griffels übergeht, läuft die Narbe herab. Ihre Länge beträgt etwa das Dreifache ihrer Dicke.

3) Die *transversus*-Form ist, wie der Name andeutet, quer. Das Griffelende ist etwas erweitert, aber nur unbedeutend abgeschrägt. Auf dieser Querfläche sitzt die Narbe gleich einem Polster. Sie ist etwa zweimal so breit wie dick. Sie steht der *multiflorus*-Form am nächsten.

4) Die *pilleus*-(= Mützen)-Form. Bei dieser hat das Griffelende dieselbe, nicht erweiterte Gestalt wie bei der *vulgaris*-Form. Die Narbe sitzt gleich einer Mütze am Griffelende, läuft demnach auf sowohl Aussen- wie Innenseite, auf letzterer jedoch etwas weiter herab.

5) Die *introrsus*-(= Nachinnenzu)-Form stimmt in allen mit der *pilleus*-Form überein, nur läuft die Narbe hier auf der Innenseite bedeutend weiter, etwa zweimal soweit wie auf der Aussenseite (bisweilen noch etwas weiter) herab.

Blütenfarbe. In bezug auf die für diese verwendeten Bezeichnungen sei auf ein späteres Kapitel verwiesen, wo der Vererbung derselben ein besonderer Abschnitt gewidmet ist.

Die *Blütenstände* von *Ph. vulgaris* haben 2—3, selten bis zu 5 Internodien. Die Länge der Internodien nimmt von unten nach oben allmählich ab. So ist das zweite Internodium gewöhnlich ein Drittel bis höchstens um die Hälfte kürzer als das erste, das dritte wiederum etwas kürzer usw. Bei *Ph. multiflorus* hat die Blütentraube dagegen gewöhnlich 10—16 Internodien. Das erste Internodium ist wenigstens dreimal, in der Regel 4—5 Mal länger als das zweite. Die *multiflorus*-Infloreszenz zeigt also einen von *vulgaris* stark abweichenden Typus

(vgl. Fig. 5). In *v.* × *m.*-Kreuzungen treten zahlreiche verschiedene Infloreszenztypen auf, die auf Neukombinationen von Genen für Internodienlänge und -anzahl zurückzuführen sind. Alle diese intermediären Typen sind leicht zu charakterisieren durch Angabe der Internodienanzahl und der Länge der von unten nach oben aufeinander folgenden Internodien. Hierbei genügt es die Länge der ersten 3—4 Internodien anzugeben, denn Typen, bei denen auf kurze Internodien lange folgen, scheint es nicht zu geben. Eine gewisse Längenzunahme kann jedoch zuweilen modifikativ bedingt stattfinden, wenn z. B. nach einer Trocken-

Fig. 5. Verschiedene Infloreszenztypen aus *Ph. vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen. Von links nach rechts: *vulgaris*-, *multiflorus*- sowie zwei Typen, entstanden durch Neukombination von Genen.

periode reichlicher Regen eintritt, worauf das Wachstum stark gesteigert werden kann.

BESCHREIBUNG DER F_1-PFLANZEN.

Gemeinsam gilt für alle F_1-Pflanzen von *v.* × *m.*-Kreuzungen folgendes.

Die *Stellung der Keimblätter* ist eine zwischen der hypo- und epigäischen intermediäre, steht jedoch der hypogäischen näher. Laut der oben angegebenen Terminologie ist sie als Null-Typus, d. h. an der Bodenoberfläche liegend zu bezeichnen. Sie zeigt eine (wahrscheinlich modifikative) Variation von etwas unter der Erde, dem Minus-Typus, bis zu 1—2 cm ober der Erde, dem Plus-Typus. Als Beispiel hierfür erwähne ich das Klassifikationsergebnis in F_1 meiner *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 11 im Jahre 1934. Es wurden verzeichnet: 35 Individuen vom

Null-Typus, 8 vom Minus- und 8 vom Plus-Typus, also eine schöne Verteilung um den Null-Typus anzeigend. Vereinzelt konnten auch Pflanzen angetroffen werden, die noch höhere Keimblattstellung zeigten, jedoch schienen diese durch die Bodenverhältnisse bedingt zu sein.

Die *Narbe* zeigte durchweg die *pilleus*-Form (vgl. Fig. 4 und Text oben).

Auch die *Blütenstände* hatten, soweit sie normal entwickelt waren, einen Typus, der als mit *multiflorus* übereinstimmend bezeichnet werden kann. Die Internodienanzahl war vielleicht etwas geringer. Charakteristisch für die *multiflorus*-Infloreszenz ist, wie schon vorher erwähnt, ausser der grossen Internodienanzahl vor allem der grosse Längenunterschied zwischen dem ersten und den folgenden Internodien. Das erste Internodium ist wenigstens 3, gewöhnlich 4—5 Mal oder noch länger als das folgende. Als Beispiel hierfür seien diesbezügliche Messungen an F_1 meiner *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 11 im Jahr 1935 angeführt. Die Zahlen geben die Längen der ersten drei Internodien in cm an.

14, 6, 3	15, 4, 3	15, 3, 2	20, 6, 4	20, 4, 3	20, 4, 2	15, 7, 3
13, 5, 4	12, 4, 3	20, 3, 2	12, 4, 3	15, 4, 3	20, 4, 4	25, 5, 4
12, 4, 3	10, 3, 2	24, 3, 1	20, 5, 4	15, 5, 3	18, 3, 2	
12, 3, 2	12, 5, 3	20, 4, 3	18, 6, 3	20, 5, 3	11, 2, 2	
12, 5, 3	18, 4, 3	22, 3, 2	18, 3, 3	15, 4, 3	11, 3, 3	

Jede Messung ist auf einer anderen Pflanze ausgeführt. Als Durchschnitt für sämtliche diese 32 Pflanzen bekommt man: $16{,}_{38} — 4{,}_{16} — 2{,}_{84}$.

Die *Hülsen* hatten stets grüne Farbe, auch dann wenn als *vulgaris*-Elter eine Wachsbohne benutzt wurde. Bei *Ph. multiflorus* scheint bisher nur grüne Hülsenfarbe bekannt zu sein, die über gelbe dominiert. Die Hülsenoberfläche war stets deutlich schräg geriefelt, aber nicht ganz so stark wie bei *Ph. multiflorus*. Über die Form der Hülsen kann wegen ihrer meistens mehr oder weniger deformierten Ausbildung im Zusammenhang mit der grossen Sterilität nichts Sicheres ausgesagt werden.

Die *Samen* waren auf allen F_1-Generationen von intermediärer Grösse, zwischen denen der beiden Eltern. Auf die Farbe der Testa, die häufig der von *Ph. multiflorus* ähnelte, soll hier nicht eingegangen werden.

Die einzelnen F_1-Generationen können folgendermassen charakterisiert werden. (Von den 25 untersuchten Kreuzungen werden hier nur 16 berücksichtigt.)

Kreuzung Nr. 4. vulg. L. 1, aus Stella × *multifl.* L. 27, Painted Lady.

1933 wurden erhalten: 17 Pflanzen vom *multiflorus*-Typus, keine anderen Typen oder Zwerge. Blüten zweifarbig, jedoch vom zweifarbigen *multiflorus*-Elter abweichend. Dunkel Lachsfarben/Lachsrosa (die erste Farbe gilt für die Fahne, die zweite für die Flügel). Elternkombination der Blütenfarben: *v.* Laeliafarbig (Gen v_{lae}) × *m.* Hell Scharlach/Blassrosa.

Kreuzung Nr. 5. vulg. L. 53, aus »*Ph. atropunctatus*» × *multifl.* L. 25, Zar, weissblütig. Es wurden erhalten: 1933: 14 Pflanzen vom *multiflorus*-Typus und 5 hohe Zwerge; 1939: 5 Pflanzen vom *multiflorus*-Typus; zusammen 19 *mult.*-Typen und 5 hohe Zwerge. Blütenfarbe: Dunkel Begoniarot. Elternkombination: *v.* Bischofsviolett (Gen *V*) × *m.* Weiss. Die weissblütige *multiflorus*-Linie hat also offenbar ein oder mehrere Gene für Rotfärbung enthalten, die sich in F_1 dominant geltend machten.

Kreuzung Nr. 9. vulg. L. 161, aus Wachs Express × *multifl.* L. 26, Rotblütig.

Es wurden erhalten:

1934:	13	normale	Riesen	und	18	hohe	Zwerge
1935:	20	»	»	»	29	»	»
1936:	8	»	»	»	9	»	»
Zusammen:	41	normale	Riesen	und	56	hohe	Zwerge

Wie ersichtlich zeigt das Verhältnis zwischen Riesen und Zwergen während den einzelnen Jahren gute Übereinstimmung. Blütenfarbe: Lachsfarben. Elternkombination: *v.* Laeliafarbig × *m.* Scharlachrot

Kreuzung Nr. 10. vulg. L. 160, aus Merveille de Genève × *multifl.* L. 25, Zar.

Es wurden erhalten:

1934:	12	normale	Riesen	und	4	hohe	Zwerge
1935:	0	»	»	»	10	»	»
1937:	9	»	»	»	9	»	»
1938:	6	»	»	»	2	»	»
Zusammen:	27	normale	Riesen	und	25	hohe	Zwerge

Das Verhältnis zwischen Riesen und Zwergen variierte in den einzelnen Jahren ziemlich stark. Blütenfarbe: Dunkel Begoniarot. Elternkombination: *v.* Bischofsviolett × *m.* Weiss (vgl. Kr. Nr. 5).

Kreuzung Nr. 11. vulg. L. 124, aus Konserva × *multifl.* L. 27, Painted Lady.

Es wurden erhalten:

1934: 51 *multiflorus*-Typen und 0 Zwerge
1935: 33 » » , 1 intermediärer Typus und 0 Zwerge

Zusammen: 84 *multiflorus*-Typen, 1 intermediärer Typus und 0 Zwerge

Der intermediäre Typus entspricht der in Fig. 6 abgebildeten Pflanze. Die Blätter waren klein, dunkelgrün und dick. Es ist auffallend, dass in dieser Kreuzung unter 85 Individuen kein einziger Zwerg erhalten worden ist. Blütenfarbe: Dunkel Lachsfarben/Lachsrosa mit etwas Farbenverstärkung am oberen inneren Rand der Fahne. Elternkombination: *v.* Weissblütig × *m.* Hell Scharlach/Blassrosa.

Fig. 6. F_1-Pflanze aus Kreuzung Nr. 11 von *Ph. vulgaris* × *multiflorus* vom sog. intermediären Typus (zwischen Riesen und Zwergen).

Kreuzung Nr. 15. vulg. L. 124, aus Konserva × *multifl.* L. 25, Zar, weissblütig.

Es wurden erhalten:

1935:	17	*multiflorus*-Typen	und	2	hohe	Zwerge
1936:	13	»	»	5	»	»
1937:	10	»	»	6	»	»
1938:	24	»	»	5	»	»
1939:	5	»	»	1	»	»

Zusammen: 69 *multiflorus*-Typen und 19 hohe Zwerge

Blütenfarbe: Dunkel Lachsfarben/Lachsrosa mit etwas Farbenverstärkung am oberen inneren Rand der Fahne. Elternkombination: *v.* Weissblütig × *m.* Weissblütig (vgl. Kr. Nr. 5).

Kreuzung Nr. 16. vulg. L. 130, aus Hinrichs Riesen × *multifl.* L. 27, Painted Lady.

Es wurden erhalten:

1935: 26 *multiflorus*-Typen und 0 Zwerge
1936: 20 » » » 0 »
1939: 10 » » » 0 »

Zusammen also 56 *multiflorus*-Typen, aber keine Zwerge. Blütenfarbe: Dunkel Lachsfarben/Lachsrosa mit Verstärkung am oberen inneren Rand der Fahne. Elternkombination: *v.* Laeliafarbig mit Verstärkung × *m.* Hell Scharlach/Blassrosa.

Kreuzung Nr. 17. vulg. L. 901, aus Juli × *multifl.* L. 27, Painted Lady.

Es wurden erhalten:

1935: 2 schwächliche *multiflorus*-Typen, 0 Zwerge
1937: 2 » » », 2 Halbzwerge und 1 hoher Zwerg mit krausen Blättern
1938: 7 » » »
1939: 2 » » » » » »

Zusammen: 13 schwächliche *multiflorus*-Typen, 2 Halbzwerge und 1 hoher Zwerg

Die beiden Halbzwerge zeigten auch unbegrenztes Stammwachstum und ähnelten dem in Fig. 6 abgebildeten Typus. Die *multiflorus*-Typen waren in dieser Kreuzung alle schwach entwickelt und machten einen kränklichen Eindruck. Blütenfarbe: Lachsfarben/Lachsrosa mit Verstärkung. Elternkombination: *v.* Weissblütig × *m.* Hell Scharlach/Blassrosa.

Kreuzung Nr. 26. vulg. L. 10, *sellatus*-Typus × *multifl.* L. 27, Painted Lady.

Es wurden erhalten:

1936: 18 *multiflorus*-Typen, 0 Zwerge
1938: 6 » », 0 »

Zusammen also 24 *multiflorus*-Typen, aber keine Zwerge. Blütenfarbe: Lachsfarben/Lachsrosa. Elternkombination: *v.* Weissblütig × *m.* Hell Scharlach/Blassrosa.

Kreuzung Nr. 30. vulg. L. 108, R_{st}-Typus × *multifl.* L. 25, Zar, weissblütig.

Es wurden erhalten:

1936:	2	normale	Riesen	und	1	hoher	Zwerg
1937:	1	»	»	»	0	hohe	Zwerge
1938:	6	»	»	»	3	»	»
1939:	8	»	»	»	10	»	»
Zusammen:	17	normale	Riesen	und	14	hohe	Zwerge

Blütenfarbe: Dunkel Lachsfarben mit Verstärkung. Elternkombination: *v.* Laeliafarbig mit Verstärkung × *m.* Weissblütig (vgl. Kr. Nr. 5).

Kreuzung Nr. 40. vulg. L. 164, *Sur*-Typus × *multifl.* L. 27, Painted Lady. Es wurden erhalten: 1937 und 1939 zusammen 19 *multiflorus*-Typen, keine Zwerge. Blütenfarbe: Dunkel Begoniarot/Begoniarosa. Elternkombination: *v.* Weissblütig (da das Grundgen *p* rezessiv, aber mit *V* für Bischofsviolett) × *m.* Hell Scharlach/Blassrosa.

Kreuzung Nr. 44. vulg. L. 195, *iter*-Linie × *multifl.* L. 27, Painted Lady. Es wurden 1937 und 1939 zusammen erhalten: 20 *multiflorus*-Typen und keine Zwerge. Blütenfarbe: Dunkel Begoniarot/Begoniarosa. Elternkombination: *v.* Weissblütig (da das Grundgen *p* rezessiv, aber mit *V* für Bischofsviolett) × *m.* Hell Scharlach/Blassrosa.

Kreuzung Nr. 45. vulg. L. 214, *P*-Linie × *multifl.* L. 27, Painted Lady. Während den beiden Jahren 1937 und 1939 wurden zusammen erhalten 25 *multiflorus*-Typen, aber keine Zwerge. Blütenfarbe: Dunkel Lachsfarben/Lachsrosa. Elternkombination: *v.* Weissblütig × *m.* Hell Scharlach/Blassrosa.

Kreuzung Nr. 53. vulg. L. 107, *P V* × *multifl.* L. 26, Rotblütig. Während den Jahren 1937, 1938 und 1939 wurden zusammen 37 Pflanzen erhalten, die alle einen intermediären Typus zeigten. Sie hatten unbegrenztes Stammwachstum und waren windend, ähnlich wie die Pflanze in Fig. 6. Die Blätter kleiner als sonst, dunkelgrün und ziemlich dick. Keine Zwerge wurden angetroffen. Blütenfarbe: Dunkel Begoniarot. Elternkombination: *v.* Bischofsviolett × *m.* Scharlachrot.

Von zwei weiteren Kreuzungen, Nr. 58, *vulg.* L. 42, Hundert für Eine × *multifl.* L. 27, Painted Lady und Nr. 61, *vulg.* L. 418, Frühe Tausend für Eine × *multifl.* L. 27, Painted Lady, wurden 18 bzw. 28 gut ausgebildete Samen gesät, aber keine Pflanzen erhalten. Die Samen besassen keine Keimfähigkeit, trotzdem sie gut ausgebildet und im vorhergehenden Herbst geerntet wurden. Vielleicht handelt es sich in diesen zwei Fällen um die Wirkung von Letalgenen.

DIE STERILITÄTSVERHÄLTNISSE IN DEN F_1-GENERATIONEN.

Der Grad der Sterilität wurde für praktisch genommen alle Kreuzungen in den F_1-Generationen pflanzenweise teils durch Pollenuntersuchungen, teils durch Feststellung des Samenansatzes ermittelt. In bezug auf die Beschaffenheit des Pollens ist folgendes anzuführen. Die Pollenkörner von *Ph. vulgaris* und *multiflorus* zeigen gleiches Äussere, aber verschiedene Grösse. Die Körner beider Arten sind rund ohne irgendwelche Erhebungen oder Strukturen an der Oberfläche. Der Durchmesser der Pollenkörner von *Ph. vulgaris* variiert von 51—55 μ, derjenige der Körner von *multiflorus* von 60—64 μ. Die Pollenkörner der F_1-Pflanzen von *Ph. vulg.* $\times$ *multifl.*-Kreuzungen variieren in ihrer Grösse von etwa 32 bis zu 64 μ. Von anscheinend normalem Inhalt erfüllt sind aber nur Körner von 64—50 μ, selten bis herab zu fast 40 μ Durchmesser. Pollenkörner von geringerem Durchmesser sind — abgesehen von einem unbedeutenden Rest — stets leer. Damit ist natürlich nicht gesagt, dass die gefüllten Körner wirklich auch funktionstauglich sind. Die für den Samenansatz erhaltenen Zahlen machen es im Gegenteil wahrscheinlich, dass nur ein gewisser Teil der vollen Körner befruchtungsfähig ist.

Die Pollenanalysen wurden derart durchgeführt, dass von einer (bzw. zwei) vollentwickelten Knospe die Staubbeutel auf einem Objektglas mit einem Tropfen Zuckerlösung geeigneter Konzentration mit zwei feinen Nadeln zerrissen und ausgestreift wurden. Zusammengeballte Klumpen von tauben Pollenkörnern bleiben gern zurück, worauf besonders zu achten ist. Pro Pflanze wurden von 200—500 Körner gezählt. Meistens war diese Anzahl in einer Knospe vorhanden. Innerhalb der Kreuzungen zeigten die Prozente tauben Pollens recht gute Übereinstimmung. Ein Beispiel sei erwähnt. Für F_1 von Kreuzung Nr. 9 wurde 1936 gefunden: 72,3 78,3 77,8 85,3 82,6 82,3 88,9 und 86,3 % tauber Pollen. Als Durchschnittswert für die ganze F_1 resultiert 81,7 % mit einem mittleren Fehler von $\pm$ 1,78. Die mittleren Fehler variieren in den verschiedenen Kreuzungen von etwa 1,5 bis nahe an 3,0. Hieraus ergeben sich für die mittleren Fehler der Differenzen zweier Kreuzungen (laut $m_{Diff} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$) Werte, die von 2,5 bis 4,0 schwanken. Wenn man mit dem dreifachen mittleren Fehler als sicheren Unterschied rechnet, ist demnach zwischen zwei Kreuzungen eine Differenz in der Pollensterilität von rund 10 % erforderlich, um als wirklich betrachtet werden zu können.

In einer Reihe von Fällen wurden die gefüllten Pollenkörner noch

in zwei Untergruppen eingeteilt, eine mit einem Diameter von 55 μ aufwärts, die andere mit kleineren Körnern. Im oben genannten Fall, Kr. 9, betrugen die letzteren 9,7 %, die von annähernd normaler Grösse 8,5 %. Aber in der Regel waren die grösseren Körner, mit über 55 μ Diameter, deutlich in der Mehrheit. Für die Entscheidung, ob nur Körner gewisser Grösse funktionstauglich sind — die ja wünschenswert wäre — dürfte auch diese Klassifikation kaum von Wert sein. In der folgenden Tabelle 2, die eine Übersicht über die Ergebnisse der Sterilitätsuntersuchungen der Jahre 1936—1939 bringt, ist auf diese Unterteilung nicht Rücksicht genommen.

Ein Studium der in Tab. 2 mitgeteilten Zahlen zeigt folgendes.

TABELLE 2. *Die Sterilität in F_1 verschiedener vulg. × multifl.-Kreuzungen.*

Kreuzung Nr.	Jahr	Gezählte Pollenkörner sämtliche	leere	Prozent tauber Pollen	Samen pro Pflanze
5	1939	1983	1274	64,3	13,4
9	1936	1872	1531	81,8	11,0
10	1937	1872	1539	82,2	
	1938	1817	1399	77.0	
		Sa. 3689	2938	79,6	9,7
11	1936	3540	2901	82,3	12,4
15	1936	2826	2328	82,5	
	1937	2022	1782	88,0	
	1938	7738	6317	81,8	
	1939	1492	1217	81,5	
		Sa. 14078	11644	82,8	2,0
16	1936	5335	4523	84,9	
	1939	1849	1522	82,4	
		Sa. 7184	6045	84,1	17,6
17	1937	256	232	90,7	
	1938	670	518	77,3	
	1939	1723	1445	83,9	
		Sa. 2649	2195	82,8	0,0
26	1936	4495	3858	85,9	
	1938	2268	1678	74,4	
		Sa. 6763	5545	82,0	16,9

Kreuzung Nr.	Jahr	Gezählte Pollenkörner sämtliche	leere	Prozent tauber Pollen	Samen pro Pflanze
30	1936	222	200	90,0	
	1938	4053	3220	79,4	
	1939	1385	1208	87,1	
	Sa.	5660	4628	81,8	10,1
31	1937	2722	2238	82,1	0,0
40	1937	2636	2183	82,9	
	1939	1839	1433	78,0	
	Sa.	4475	3616	80,8	9,0
44	1937	1809	1416	78,3	
	1939	1796	1378	76,8	
	Sa.	3605	2794	77,5	37,0
45	1937	3437	3041	88,6	
	1939	1767	1332	75,5	
	Sa.	5204	4373	84,0	28,6
52	1937	2175	1798	82,7	
	1939	1731	1485	85,9	
	Sa.	3906	3283	84,1	13,5
53	1937	888	731	82,3	
	1938	4233	3607	85,1	
	1939	1901	1579	83,1	
	Sa.	7022	5917	84,3	7,9
54	1937	420	305	72,7	
	1938	1488	1063	71,5	
	Sa.	1908	1368	71,8	15,5
55	1937	2733	2356	86,0	
	1938	5193	4212	81,3	
	1939	1724	1446	83,8	
	Sa.	9650	8014	83,0	6,4
56	1937	4184	3007	71,8	33,2
57	1939	1836	1583	86,2	11,7
59	1939	1459	1129	77,4	1,2

Sämtliche dort aufgenommenen F_1 von 20 *vulg.* × *multifl.*-Kreuzungen zeigen einen hohen Prozent tauben Pollen. Auch liegen die Werte für die meisten Kreuzungen in etwa gleicher Höhe. Für 17 derselben variieren sie zwischen 77 und 86 %. Mit Hinblick darauf, dass m_{Diff} von etwa 2,5—4 schwankt, gehören diese 17 Kreuzungen also höchst wahrscheinlich derselben Sterilitätsklasse an. Jedenfalls sind sie auf Grund des vorliegenden Materials nicht sicher zu unterscheiden. Zwei Kreuzungen zeigten 71,8 % und eine nur 64,5 % tauben Pollen. Die letztere Kreuzung, Nr. 5, ist von der Hauptgruppe zweifellos signifikativ verschieden, die beiden mit 71,8 % sind es wahrscheinlich.

Die Zahlen für den Samenansatz sind alle als niedrig zu bezeichnen, zeigen aber überdies eine sehr starke Variation. So gab es zwei Kreuzungen, Nr. 17 und 31, die gar keine Samen ausbildeten, andere wiederum zeigten sehr schwachen Samenansatz; sechs Kreuzungen mit zwischen 1 und 10 Samen pro Pflanze. Nur drei Kreuzungen zeigten Werte von über 20 Samen pro Pflanze. Als Charakteristikum des Grades der Sterilität dürfte der Wert dieser Zahlen — abgesehen davon dass sie alle recht niedrig sind — ziemlich problematisch sein. Die Entwicklung von reifen Samen ist ja auch von anderen Faktoren abhängig, namentlich von der Reifezeit. Bei sehr spät entwickelten Pflanzen werden bekanntlich in unserem Klima auch beim besten Pollen häufig keine reifen Samen erhalten.

Der Prozent gefüllte Pollenkörner variierte zwischen 14 und 23 (—35) %. Wären alle diese Körner funktionstauglich, so würde man — bei Annahme gleicher Fertilität der weiblichen Gameten — von den mit vielen Hunderten von Blüten übersäten, grossen Pflanzen einen weit höheren Samenansatz erwarten. Es sollte ja durchschnittlich jede fünfte Samenanlage entwicklungsfähig sein, also ungefähr eine pro Hülse. Die Ursache für den geringeren Samenansatz könnte man nun vielleicht darin zu suchen geneigt sein, dass die weiblichen Gameten in bedeutend höherem Grad funktionsuntauglich sind als die männlichen. Dass die weiblichen Gameten höheren Sterilitätsgrad besitzen als dem % gefüllten Pollens entspricht, wird dadurch wahrscheinlich gemacht, dass ich beim Zusammenpflanzen von F_1-Riesen mit gewöhnlichen *multiflorus*-Pflanzen keinen besseren Samenansatz erzielte, als wenn die betreffenden F_1-Riesen in einer Gruppenisolation abblühen gelassen wurden. Dies kann aber auch durch Dominanz von Selbstung über Fremdbefruchtung erklärt werden. Ein ähnliches Experiment mit den Pollenkörnern ist sehr schwierig durchzuführen. — Jedenfalls steht fest, dass der Samenansatz von etwa 10 Samen pro Pflanze in keinem Verhältnis dazu steht,

dass jede Blüte etwa 50 gefüllte Pollenkörner (entsprechend 10—20 % sämtlicher) enthält. Ich bin daher der Ansicht, dass sowohl die männlichen wie die weiblichen Gameten der F_1-Riesen von *vulg.* × *multifl.*-Kreuzungen einen wesentlich grösseren Sterilitätsgrad aufweisen als die Pollenanalyse angibt. Gewöhnliche Sorten von *Ph. multiflorus*, deren Pollenkörner durchweg einheitlich und gefüllt erscheinen, würden unter gleichen Verhältnissen (1 Pflanze auf ca. $^3/_4$ m^2) wenigstens 80—100 Samen ausbilden.

Auch an die Möglichkeit wäre zu denken, dass Selbstbestäubung über Fremdbestäubung dominieren könnte. Funktionalistisch ist dies aber sicher nicht der Fall, denn die Blüten haben fast gleiche Grösse wie die von *multiflorus*, die F_1-Pflanzen werden in gleicher Weise von Hummeln und Bienen besucht und auch die Staubbeutel platzen nicht früher als bei *multiflorus*.

Eine weitere, vielleicht mitwirkende Ursache für den schlechten Samenansatz könnte eine unterbliebene Entwicklung von Zygoten sein, die ihrerseits durch schlechte Verträglichkeit der väterlichen Erbmasse mit dem mütterlichen Plasmon bedingt sein kann. Leider war es bei der hier in Frage stehenden Artkreuzung nicht möglich, den zur Feststellung dieser Erscheinung üblichen Weg der reziproken Kreuzung — wie z. B. bei *Epilobium* — zu betreten. Denn bei der Verwendung von *multiflorus* als Mutter wurden bisher keine Nachkommen erhalten. Später, bei Besprechung der F_2-Resultate, wird sich aber Gelegenheit bieten auf diese Frage zurückzukommen.

ZYTOLOGISCHE VERHÄLTNISSE IN DEN F_1-GENERATIONEN.

Die Untersuchung der somatischen Zahl in Wurzelspitzen (gefärbt mit Gentianaviolett) hat in der grossen Mehrzahl der Fälle das gleiche Resultat wie bei den Elternarten gegeben. Es wurden 2n=22 Chromosomen von geringer Grösse und anscheinend ohne individuelle morphologische Charakteristika gefunden (s. Fig. 7). Zuweilen schienen zwei Paare etwas grösser zu sein. In mehreren Fällen wurden in vereinzelten Zellen 2n = 44 Chromosomen gefunden und in einigen wenigen Fällen waren solche Zellen in den Aussenschichten deutlich in der Mehrzahl.

Fig. 7. Somatische Metaphase von *Ph. vulgaris* mit 2n = 22 Chromosomen. Aus Wurzelspitze von Linie 1 = Stella. — $^1/_{500}$.

Das Studium der Meiosis — es wurden Pollenfächer benutzt — bietet wegen der geringen Grösse der Chromosomen gewisse Schwierigkeiten. Metaphaseplatten haben einen Durchmesser

von nur etwa 5 μ. Zum Fixieren sind Knospen geeignet, wenn sie eine Länge von 1—1,5 mm erreicht haben. In grösseren Knospen findet man

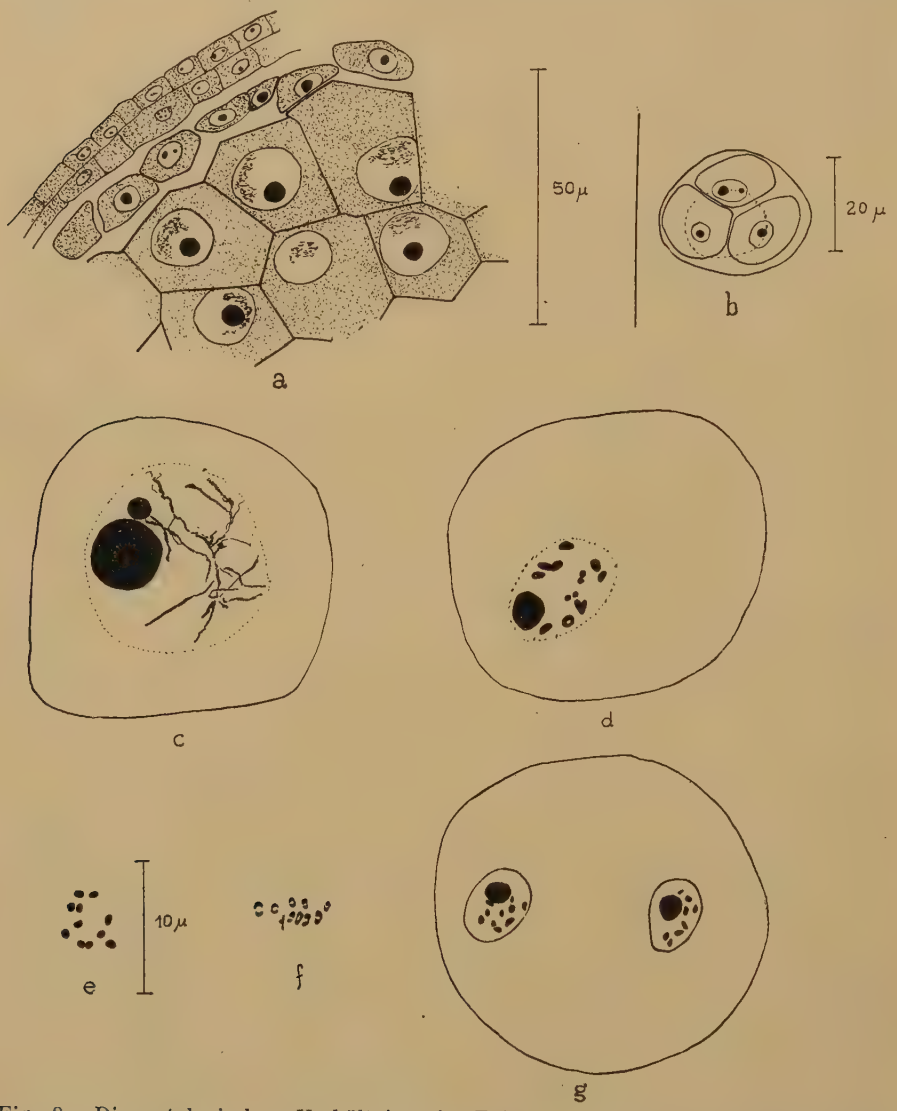

Fig. 8. Die zytologischen Verhältnisse in F_1-Pflanzen von *Ph. vulgaris* × *multiflorus*. *a* = Pollenmutterzellen, *b* = Pollentetrade, *c* = frühe Prophase, *d* = Diakinese, *e* = Metaphase I in Polansicht, *f* = desgl. in Seitenansicht, *g* = Telophase I. — *a* und *b* 670/1, *c*—*g* 1750/1.

nur mehr Pollentetraden. Es wurde mit KARPECHENKO fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt sowie 10 μ dick geschnitten. Im ganzen

wurden etwa 500 Knospen aufgearbeitet; ungefähr 140 von diesen haben gute, beurteilbare Präparate gegeben.

Fig. 8 zeigt die untersuchten Stadien. In den Pollenmutterzellen wurden niemals Störungen beobachtet. Wie aus der Fig. ersichtlich, ist von der Prophase nur das früheste, das Leptotenstadium abgebildet. Offenbar verlaufen die darauf folgenden Zygoten-, Pachyten- und Diploten-Stadien sehr schnell, sodass sie beim Fixieren nicht erfasst werden konnten. Im Metaphasestadium sieht man mitunter, wie in Fig. 8 *e*, dass 2—3 der Bivalenten gepaart liegen. Vielleicht handelt es sich um sog. sekundäre Assoziation. Als charakteristisch wage ich aber dies keineswegs zu bezeichnen, hierzu wären speziell darauf abzielende Studien erforderlich, die ausser den Rahmen dieser Arbeit fallen. Die Chromosomen zeigen gewöhnlich zwei Chiasmen, ab und zu, wie in Fig. 8 *f*, findet man auch eines mit nur einem Chiasma. Gleichwie die Metaphase verläuft auch die Telophase in beiden meiotischen Teilungen anscheinend normal. Und wie Fig. 8 *b* zeigt, kommt es auch zu einer — wenigstens zu Beginn — normalen Bildung von Pollentetraden. Bei der weiteren Entwicklung derselben degeneriert aber ein grosser Teil von ihnen.

ZUSAMMENFASSUNG DER F_1-ERGEBNISSE.

Gleichwie früheren Forschern ist auch Verf. die Kreuzung mit *Ph. multiflorus* als Mutter nicht gelungen. Durch Untersuchungen wurde gezeigt, dass den Pollenschläuchen von *Ph. vulgaris* im Griffelgewebe von *multiflorus* ein nicht zu überwindendes, anscheinend mechanisches Hindernis entgegengesetzt wird.

Mit Hinblick auf den Habitus der F_1-Generationen begegnet uns eine unerwartete und auffallende Erscheinung. In nicht wenigen Kreuzungen bestehen die F_1 aus morphologisch sehr verschiedenen Individuen: Grossen und bisweilen intermediären Pflanzen sowie ausgesprochenen Zwergen.

Sämtliche Pflanzen zeigten — soweit sie untersuchungsfähigen Pollen ausbildeten, was bei gewissen Zwergen zuweilen nicht der Fall war — eine Pollensterilität von etwa 70—90 %. Die Pollensterilität der grossen und intermediären Pflanzen lag in der weitaus grössten Zahl der Fälle um 80 %. Nur in zwei Kreuzungen lagen die Werte bei 72 % und in einer bei 64 %.

Die Mehrzahl der Eigenschaften der Pflanzen sind intermediär, aber meistens mit starker Annäherung an *multiflorus*, den väterlichen Elter.

So zeigten die *Keimblätter* intermediäre Stellung; sie sassen etwa in der Bodenoberfläche am Stamm. E. v. TSCHERMAK gab die Stellung als hypogäisch, UPHOF als etwas epigäisch an. Diese Differenzen dürften wahrscheinlich durch verschiedene Sätiefe zu erklären sein.

Die *Blütenfarbe* ist je nach den Eltern etwas verschieden, aber — — ausgenommen wenn beide Eltern im Farbengrundgen rezessiv waren — stets Rot. Sie scheint jedoch niemals vollkommen mit der Farbe des *multiflorus*-Elters übereinzustimmen. Auch bei Kreuzung mit weissblütigem *multiflorus* wurde rote Blütenfarbe erhalten. Dies beweist, dass weissblütiger *multiflorus* ein Grundgen für Blütenfarbe rezessiv, aber gleichzeitig Gene für rote Blütenfarbe enthält, der *vulgaris*-Elter dagegen dasselbe Grundgen in dominanter Form.

Die *Narbe* zeigte in allen Fällen die gleiche, ausgesprochen intermediäre *pilleus*-(= Mützen)-Form (s. Fig. 4 *d*).

Die *Blütenstände* sind den von *multiflorus* gleich oder wenigstens sehr nahestehend. Ihr erstes Internodium ist etwa 4 Mal so lang als das darauf folgende. Auch die Internodienanzahl ist annähernd gleich gross wie die von *multiflorus*.

Die *Hülsen* sind infolge der grossen Sterilität in ihrer Form schlecht ausgebildet. Ihre Oberfläche ist ziemlich stark schräg geriefelt, etwas schwächer, aber doch sehr ähnlich wie bei *multiflorus*.

Der *Fruchtansatz* erfolgt, wie bereits E. v. TSCHERMAK hervorgehoben hat, ähnlich wie bei *multiflorus*, also nicht in den zuerst entwickelten Blüten sondern erst 2—3 Wochen später.

Die auf den F_1-Pflanzen erhaltenen *Samen* zeigen zwischen den Eltern intermediäre Grösse. Die Testafarbe ist je nach der genotypischen Konstitution der Eltern sehr verschieden, jedoch kann der Einfluss von *multiflorus* — ausser wenn beide Eltern im Grundgen rezessiv sind — stets festgestellt werden.

Das unbegrenzte *Stammwachstum* von *multiflorus* dominiert in allen Kreuzungen vollkommen über das begrenzte.

Alles vorstehend über das Aussehen der F_1-Pflanzen Angeführte gilt sowohl für die Riesen, die normalgrossen, die intermediären Typen und die Zwerge. Letztere unterscheiden sich aber scharf von allen anderen dadurch, dass sie abgesehen von dem viel kleineren Wuchs niemals Samen gaben und stets eine kränkliche, gelblich-graugrüne Blattfarbe zeigten. Innerhalb jeder einzelnen Kreuzung bestand im übrigen, wie zu erwarten, Einheitlichkeit.

Von grösstem Interesse ist die Frage nach der Ursache für die Heterogenität innerhalb der einzelnen F_1-Generationen. Am nahe-

liegendsten dürfte hier der Gedanke sein, dass die Pollenkörner des fremdbefruchtenden Elters, *Ph. multiflorus*, verschiedene genotypische Konstitution haben, dass demnach diese Art im Zusammenhang mit ihrem Charakter als Fremdbefruchter in gewissen Genen beständig heterozygot ist, ähnlich wie dies von EAST (1929) als Grundlage für die

TABELLE 3. *Die Verteilung der morphologisch verschiedenen Typen in den F_1-Generationen.*

Gruppe	Kreuzung Nr.	Elternlinie *vulg.*	Elternlinie *multifl.*	Anzahl Pflanzen vom Riesen- bzw. *multiflorus*-Typus	Anzahl Pflanzen vom intermediären Typus	Anzahl Pflanzen vom Zwerg-Typus
a)	9	L. 161	L. 26	41	—	56
	10	L. 160	L. 25	27	—	25
	30	L. 108	L. 25	17	—	14
	52	L. 160	L. 26	16	—	11
	55	L. 190	L. 26	29	—	18
				Sa. 130	—	124
b)	5	L. 53	L. 25	19	—	5
	15	L. 124	L. 25	69	—	19
	57	L. 10	L. 26	24	—	5
				Sa. 112	—	29
c)	4	L. 1	L. 27	17	—	—
	16	L. 130	L. 27	56	—	—
	26	L. 10	L. 27	24	—	—
	40	L. 164	L. 27	19	—	—
	44	L. 195	L. 27	20	—	—
	45	L. 214	L. 27	25	—	—
	54	L. 61	L. 26	20	—	—
	56	L. 214	L. 26	20	—	—
				Sa. 201	—	—
d)	11	L. 124	L. 27	84	1	—
e)	17	L. 901	L. 27	13 (schwächliche Pflanzen)	—	2 + 1
f)	53	L. 107	L. 26	—	37	—
	59	L. 170	L. 27	—	9	—

Selbststerilität bei *Nicotiana* nachgewiesen worden ist. In der äusseren Beschaffenheit der Pollenkörner von *Ph. multiflorus* kommt dies indessen nicht zum Ausdruck. Denn von den zu den hier besprochenen Kreuzungen verwendeten Eltern wurde seit 1936 jährlich der Pollen untersucht. Und hierbei wurden ausschliesslich einheitliche und gut entwickelte Pollenkörner angetroffen.

Von besonderer Bedeutung dürfte im Zusammenhang mit diesen Erscheinungen eine Übersicht über die in den F_1-Generationen gefundenen Verhältnisse zwischen den morphologischen Typen sein. Ausser für die 14 früher diesbezüglich besprochenen Kreuzungen (zwei weitere haben aus gut entwickelten Samen keine F_1-Pflanzen gegeben), werden in Tab. 3 auch die Resultate einiger neueren Kreuzungen mitgeteilt.

Wie ersichtlich wurden die F_1-Generationen in Tab. 3 in sechs verschiedene Gruppen eingeteilt. In der Gruppe a) gab es ungefähr gleich viele Riesen wie Zwerge, D/m beträgt für das Verhältnis $1 : 1 = 0{,}_{38}$. Statistisch sicher gehören zur Gruppe a) die beiden Kreuzungen 9 und 10; eine Zuteilung dieser zur Gruppe b) würde für das dortige Verhältnis zwischen Riesen und Zwergen von sehr nahe 3 : 1 Werte für D/m von $7{,}_{44}$ bzw. $3{,}_{85}$ geben. Demnach erscheint eine Einteilung in diese ausgeschlossen. Die Zugehörigkeit der übrigen drei Kreuzungen Nr. 30, 52 und 55 in Gruppe a) ist sehr wahrscheinlich, aber nicht sicher; für eine Einreihung dieser in die zweite Gruppe erhält man für D/m $2{,}_{59}$, $1{,}_{88}$ und $2{,}_{10}$.

Von den drei Kreuzungen der Gruppe b) gehören Nr. 15 und 57 sicher in diese und nicht zu a); bei Einreihung in letztere würden die Werte für D/m $5{,}_{33}$ bzw. $3{,}_{53}$ erreichen und auch Kr. 5 gehört so gut wie sicher hierher, denn für diese würde D/m bei Einreihung in a) $2{,}_{88}$ erreichen.

Von der Gruppe c) könnte natürlich die Mehrzahl in Gruppe b) gehören. Denn D/m erreicht ja erst bei 27 Individuen die Höhe von 3. Nur Kreuzung 16 gehört also ganz sicher hierher. Hier muss aber auch die Anzahl der Kreuzungen berücksichtigt werden; ausser Nr. 16 gibt es nicht weniger als 7 mit zusammen 145 Riesen, ohne dass auch nur in einer von ihnen ein Zwerg aufgetreten wäre. Sie gehören demnach sehr wahrscheinlich hierher.

Gruppe e) nimmt eine Sonderstellung ein; die 13 Pflanzen vom *multiflorus*-Typus waren alle schwach entwickelt und kränklich. Von den Zwergen war nur einer typisch, die beiden anderen waren zwei Halbzwerge mit stark krausen Blättern.

Zweifellos erscheint nach diesem Überblick, dass wir verschiedene

F_1-Ergebnisse erhalten, je nachdem welche Linien der beiden Elternarten wir zur Kreuzung benutzen.

Tab. 3 könnte zu der Annahme verleiten, dass die *multiflorus*-Linie 27 sich bestimmt anders verhält als L. 25 und L. 26. In den beiden Gruppen a) und b) gibt es nämlich keine Kreuzung mit L. 27. Dies muss aber einstweilen unentschieden bleiben, da L. 27 noch nicht mit denselben *vulgaris*-Linien, die die Eltern in Gruppe a) und b) bilden, gekreuzt worden ist. Andererseits gibt es ja auch in Gruppe c) zwei Kreuzungen mit gemeinsamem *vulgaris*-Elter aber teils mit L. 26, teils mit L. 27 von *multiflorus* als Elter. Die *multiflorus*-Linie 27 kommt übrigens als Elter in den vier verschiedenen Gruppen c), d), e) und f) vor. Dieselbe *multifl.*-Linie hat hier also mit verschiedenem *vulgaris*-Elter sehr verschiedene Resultate geliefert.

Die zytologischen Untersuchungen an F_1 zeigten, dass die Chromosomen der beiden Arten sich anscheinend störungsfrei paaren können. Univalente wurden niemals beobachtet. Sowohl die erste wie die zweite meiotische Teilung erfolgte in normaler Weise und es kam stets bis zur Bildung von Pollentetraden. Aber dann zeigte sich, dass ein nicht geringer Prozent dieser sich nicht zu fertigen männlichen Gameten entwickeln konnte. Stets war ein grosser Teil (65—88 %) der Pollenkörner taub und die gefüllten Körner zeigten nicht geringe Variation in der Grösse. Es wurde auch sehr wahrscheinlich gemacht, dass ein nennenswerter Teil dieser nicht funktionstauglich ist. Die zytologischen Ergebnisse sprechen also bestimmt dafür, dass die Chromosomen der beiden Arten keine nennenswerten Strukturunterschiede (interchanges, inversions) aufweisen. — Andererseits dürfte kaum in Zweifel gezogen werden können, dass die beiden Arten sich in einer Reihe von Genen (nicht nur als Allelenunterschiede aufgefasst) unterscheiden. Die Resultate der F_2 und höherer Generationen beweisen dies. — Die Störung der Balanz Genom/Plasmon könnte eine bedeutende Rolle spielen, aber als den hier festgestellten Erscheinungen allein zugrunde liegend scheint sie kaum aufgefasst werden zu können. Denn verschiedene Kreuzungen derselben *multiflorus*-Linie (väterliches Genom) mit verschiedenen *vulgaris*-Linien (mütterliches Plasma + Genom) haben sehr ungleiche Resultate geliefert. Aber Kreuzungen zwischen diesen verschiedenen *vulgaris*-Linien zeigten keinerlei Störungen.

Zusammenfassend dürfte demnach gesagt werden können, dass die genotypische Konstitution der Elternlinien für das Ergebnis der Kreuzung Ph. vulgaris × multiflorus in erster Linie entscheidend zu sein

scheint. In der grossen Mehrzahl der Fälle kommt es zu nicht lebensfähigen Kombinationen, die hohe Gameten- und wahrscheinlich auch nennenswerte Zygotensterilität zur Folge hat. Möglicherweise spielt hierbei auch eine Störung der Balanz Genotypus/Plasma eine gewisse Rolle.

DIE F_2-GENERATIONEN VON PHASEOLUS VULGARIS × MULTIFLORUS.

Es ist schon früher hervorgehoben worden, dass man bei der genanalytischen Untersuchung solcher Kreuzungen aus verschiedenen Gründen mit grossen Schwierigkeiten zu rechnen hat. So weiss man ja bei der hohen Sterilität in den niedrigeren Generationen niemals, welche Genkombinationen ausgemerzt und damit der Untersuchung entzogen werden. Die Folgen der Kreuzung Selbst- × Fremdbefruchter können die Spaltungen beträchtlich stören. Ferner können sich Letalfaktoren geltend machen und schliesslich könnte eine gestörte Balanz Genom/Plasma eine Genanalyse sehr erschweren oder zumindestens in den niedrigen Generationen fast unmöglich machen. Auch die gleichzeitige Spaltung in einer grösseren Anzahl von Genen, mit der in solchen Kreuzungen zweifellos zu rechnen ist, wird infolge verschiedenen Koppelungen und sonstiger Kompliziertheit Schwierigkeiten bedingen.

Das eben begonnene Kapitel soll daher nur eine allgemeine Charakteristik der Kreuzungen geben, wodurch ein Bild von dem Einfluss der eben genannten Faktoren auf den Ablauf solcher erhalten wird. Hierbei muss im zur Verfügung stehenden Material eine geeignete Auslese getroffen werden, denn eine Behandlung des ganzen Materials würde, wie bereits erwähnt, den Rahmen der vorliegenden Arbeit um ein Vielfaches übersteigen. Die Behandlung der einzelnen Eigenschaften wird erst im nächsten Kapitel erfolgen, wobei hauptsächlich die Resultate höherer Generationen und zwar aus geeigneten verschiedenen Kreuzungen herangezogen werden. Für die Auswahl entscheidend war hierbei stets, bestmöglichen Aufschluss über die Vererbung, oder wo dies nicht erreichbar erschien, über die Kombinationsergebnisse von Erbeinheiten zu erhalten.

ALLGEMEINE CHARAKTERISTIK DER KREUZUNGEN.

Bei der nun folgenden Beschreibung von Kreuzungen werden u. a. für die Blütenfarbe und Färbung der Samenschale Bezeichnungen verwendet, in bezug auf deren Bedeutung auf die späteren Abschnitte »Genanalyse der Blütenfarbe» und »Sameneigenschaften» verwiesen werden muss. Die Bezeichnungen für Keimblattstellung, Narbenform

und Infloreszenztypen fanden schon im Kapitel über die F_1-Generationen ihre Erklärung. Die Keimblattstellung Minus wurde hier mit *multiflorus*-Stellung vereinigt. Hülsenriefelung und Stammwachstum werden nur nebenbei erwähnt.

Die Beschreibung der Kreuzungen erfolgt von zwei Gesichtspunkten: a) Erreichte Entwicklung und b) Eigenschaftskombinationen der Elternarten. Im ersten Teil »Erreichte Entwicklung» wird das aus den Samen erhaltene Pflanzenmaterial, verteilt auf drei Serien, eine sterile, eine partiell sterile und eine fertile charakterisiert. In die erste Serie von »sterilen» Gruppen werden auch die nicht entwickelten Jugendstadien aufgenommen, wie nicht gekeimte Samen, nicht entwickelte Sämlinge, chlorophylldefekte, in Jugendstadien letale oder aus anderen Gründen eingegangene Pflänzchen. — Im zweiten Teil »Eigenschaftskombinationen der Elternarten» werden folgende fünf taxonomisch wichtigen Eigenschaften berücksichtigt: Keimblattstellung, Narbenform, Blütenfarbe, Infloreszenztypen und Samenzeichnung. Letztere nur insofern als sie den Artunterschied durch die um das Hilum konzentrierte Färbung, den sog. *circumdatus*-Typus, angibt (s. Fig. 29). Für die im ersten Teil »Erreichte Entwicklung» verwendeten Gruppenbezeichnungen folgt unten eine kurze Erläuterung.

Die erste Gruppe der »sterilen Serie» bilden die nicht gekeimten Samen. Diese Bezeichnung gibt nur an, dass keine jungen Pflänzchen erhalten worden sind; es ist daher möglich, dass ein Teil dieser Samen tatsächlich gekeimt hat. Dann sind aber diese Keimlinge, bevor sie sich zu jungen Pflänzchen entwickelten, aus irgend einem Grunde eingegangen. In diese Gruppe können also Individuen aus ganz verschiedenen Gründen gelangen. Die Samen können physiologisch oder infolge von Letalfaktoren nicht keimfähig sein; die Samen können gekeimt haben und die jungen Keimlinge können ihr Wachstum infolge von äusseren Einflüssen (Pilzbefall usw.) oder zufolge der Wirkung von Erbanlagen (Letalfaktoren) eingestellt haben.

Eine zweite Gruppe bilden die »Chlorophyllvarianten», zu denen alle nicht weiter entwicklungsfähigen chlorophylldefekten Formen, wie *albina*, *xantha*, usw. gerechnet werden. Eine dritte und vierte Gruppe bilden die sterilen Zwerge mit unbegrenztem und begrenztem Stammwachstum (vgl. Fig. 2, 28 und 30). Die Bezeichnung steril bedeutet hier nur, dass sie nicht imstande waren Früchte und Samen auszubilden. In dieser Gruppe verbleibt unberücksichtigt, welchem besonderen Typus diese Zwerge hinsichtlich Blattform, -grösse, -farbe, Stammverzweigung usw. angehören.

Eine fünfte Gruppe bilden die sterilen Halbzwerge. Diese nehmen in ihrem Habitus eine Zwischenstellung zwischen den Zwergen und normalen Pflanzen ein, haben in der Regel normales Chlorophyllgrün, sind aber stets steril. Fertile Pflanzen dieses Typus werden den normalen zugerechnet. Die Halbzwerge haben normale, nicht schmale Blattform. Sterile Pflanzen mit ausgeprägt schmalen Blättern werden in eine sechste Gruppe eingereiht: Pflanzen vom *angustifolia*-Typus.

Eine siebente Gruppe bilden die Pflanzen ohne Hülsenentwicklung, d. h. im übrigen normale Pflanzen, die aus irgend einem Grunde keine Hülsen ausgebildet haben. Sehr häufig handelt es sich um sterile Pflanzen, zuweilen um kränkliche oder schliesslich auch um sehr späte. Die achte Gruppe umfasst Pflanzen, die normale Entwicklung zeigten, aber keine reifen Samen ausbildeten. Hierfür können etwa die gleichen Gründe wie für die vorige Gruppe verantwortlich gemacht werden.

An diese »sterile» Serie von acht Gruppen, für die alle der Mangel an Samenentwicklung charakteristisch ist, schliesst sich eine entsprechende partiell sterile Serie und an diese schliesslich eine fertile Serie an. In jeder dieser zwei Serien werden die Pflanzen wiederum auf dieselben Gruppen verteilt wie in der ersten. Natürlich fallen hier gewisse Gruppen, die niemals Samen geben können, aus. Die Abgrenzung der partiell sterilen gegen die fertile Gruppe muss insofern unscharf ausfallen, als zur Beurteilung nur der normale Samenansatz in den Hülsen entscheidend war. Denn Pflanzen mit normalem Samenansatz können gleichzeitig eine gewisse Pollensterilität aufweisen. Es hat also hier eine diesbezügliche Einschränkung zu gelten. — Wenn bei der folgenden Beschreibung gewisse der eben geschilderten Gruppen nicht vorkommen, so bedeutet dies natürlich nur, dass es in der betreffenden Kreuzung keine Individuen gegeben hat, die in eine dieser Gruppen einzureihen gewesen wären. Es wird zuerst für fünf Kreuzungen die in F_2 »Erreichte Entwicklung» mitgeteilt und nach Besprechung dieser für zwei Kreuzungen die »Eigenschaftskombinationen der Elternarten».

Kreuzung Nr. 40, F_2. vulg.-Linie 164, *Sur* × *multifl.*-Linie 27, Painted Lady. Gesät 100 Samen. Erreichte Entwicklung:

a) *Die sterile Gruppe.*

Nicht gekeimte Samen	12
Pflanzen mit Chlorophylldefekten	1
Zwerge mit unbegrenztem Stammwachstum	2
Zwerge mit begrenztem Stammwachstum	4
Halbzwerge	1

Pflanzen ohne Hülsenausbildung	37
Pflanzen ohne Samenausbildung	4
Sa.	61

b) *Die partiell sterile Gruppe.*

Halbzwerge	1
Normale, aber partiell fertile Pflanzen	28
Sa.	29

c) *Normal fertile Pflanzen* 10

Kreuzung Nr. 11, F_2. vulg.-Linie 124, Konserva × *multifl.*-Linie 27, Painted Lady. Gesät 180 Samen. Erreichte Entwicklung:

a) *Die sterile Gruppe.*

Nicht gekeimte Samen	10
Zwerge mit begrenztem Stammwachstum	3
Halbzwerge	5
Pflanzen ohne Hülsenausbildung	39
Pflanzen ohne Samenausbildung	16
Sa.	73

b) *Die partiell sterile Gruppe.*

Halbzwerge	1
Normale, aber partiell sterile Pflanzen	90
Sa.	91

c) *Normal fertile Pflanzen* 16

Kreuzung Nr. 53, F_2. vulg.-Linie 107, *P V* × *multifl.*-Linie 26, Rotblütige. Gesät 200 Samen. Erreichte Entwicklung:

a) *Die sterile Gruppe.*

Nicht gekeimte Samen	44
Zwerge mit begrenztem Stammwachstum	4
Halbzwerge	3
Angustifolia-Typen (s. Fig. 17—19)	1
Pflanzen ohne Hülsenausbildung	49
Pflanzen ohne Samenausbildung	13
Sa.	114

b) *Die partiell sterile Gruppe.*

Zwerge mit begrenztem Stammwachstum	1
Halbzwerge	1
Normale, aber partiell sterile Pflanzen	69
Sa.	71

c) *Normal fertile Pflanzen* 15

Kreuzung Nr. 45, F_2. vulg.-Linie 214, *P* (sog. Indikatorlinie) × *multifl.*-Linie 27, Painted Lady. Gesät 200 Samen. Erreichte Entwicklung:

a) *Die sterile Gruppe.*

Nicht gekeimte Samen	72
Zwerge mit unbegrenztem Stammwachstum	4
Zwerge mit begrenztem Stammwachstum	6
Angustifolia-Typen	1
Pflanzen ohne Hülsenausbildung	38
Pflanzen ohne Samenausbildung	7
Sa.	128

b) *Normale, aber partiell sterile Pflanzen* 57

c) *Normal fertile Pflanzen* 15

Kreuzung Nr. 5, F_2. vulg.-Linie 53, »*atropunctatus*» × *multifl.*-Linie 25, Zar, Weissblütig. Gesät 300 Samen, verteilt auf 3 Jahre. Erreichte Entwicklung:

a) *Die sterile Gruppe.*

Nicht gekeimte Samen	24
Pflanzen ohne Hülsenausbildung	1
Pflanzen ohne Samenausbildung	10
Sa.	35

b) *Normale, aber partiell sterile Pflanzen* 34

c) *Normal fertile Pflanzen* 231

Die obigen Übersichten über die Beschaffenheit der F_2-Pflanzen in fünf verschiedenen *vulg.* × *multifl.*-Kreuzungen zeigen stark abweichende Resultate. Betrachten wir zuerst die Keimfähigkeit. Hier sei hervorgehoben, dass nur gut entwickelte Samen zur Saat gelangten.

Ausgedrückt in Prozenten ergeben sich für die Keimfähigkeit folgende Zahlen: 94,4, 92,0, 88,0, 78,0 und 64,0 %. In voll fertilen und normalen *vulgaris*-Kreuzungen pflegt man durch mangelnde Keimfähigkeit Ausfälle von etwa 5—15 % zu erhalten. Werte von über 20 % sind fast stets auf besondere Umstände zurückzuführen. Der hier in Kreuzung Nr. 45 gefundene Ausfall von 36 % dürfte wahrscheinlich auf Letalität beruhen. Vielleicht gehört auch Kr. 53 mit einem Ausfall von 22,2 % hierher.

Nur in einer Kreuzung ist eine chlorophylldefekte Pflanze, vom *xantha*-Typus, aufgetreten. Zwerge und Halbzwerge sind dagegen in vier der fünf Kreuzungen mit einer Frequenz von bis 7 % aufgetreten. *Angustifolia*-Typen, die stets vollkommen steril sind, sind in zwei der Kreuzungen je einmal vorgekommen.

Die Pflanzen ohne Hülsenausbildung, meistens hervorgerufen durch ausgebliebene Befruchtung im Zusammenhang mit hoher oder vollkommener Sterilität, bilden in den vier Kreuzungen Nr. 11, 40, 45 und 53 einen wesentlichen Teil des Pflanzenmaterials, nämlich 31,7, 37,0, 19,0 und 24,5 %. Ein geringerer Teil dieser Gruppe kann ihren Ursprung sehr später Entwicklung verdanken. Im übrigen sind aber die meisten Pflanzen dieser Gruppe stark entwickelt, blühen reichlich, bilden aber keine Hülsen aus. Die nächste Gruppe, »Pflanzen ohne Samenausbildung», die 6,5 % des Gesamtmaterials in keiner Kreuzung übersteigt, dürfte zu grösserem Teil später Entwicklung ihren Ursprung zu verdanken haben.

Die grösste Gruppe in den F_2-Generationen der meisten *vulg.* × *multifl.*-Kreuzungen bilden die partiell sterilen Pflanzen. Wenn man von den nicht gekeimten Samen absieht, bilden sie in den vier Kreuzungen Nr. 11, 40, 45 und 53 folgende Anteile: 52,8, 34,2, 41,3 bzw. 44,2 %. In der Gruppe der partiell sterilen Pflanzen kommen hin und wieder auch Zwerge und Halbzwerge vor. Die drei Kreuzungen Nr. 11, 40 und 53 enthielten zusammen 3 Halbzwerge und 1 Zwerg.

Die letzte Gruppe, die normal fertilen Pflanzen, bildet, wie ersichtlich, in vier der Kreuzungen nur einen geringen Teil des Gesamtpflanzenmaterials. Ausgedrückt in Prozenten ergeben sich für die Kreuzungen Nr. 11, 40, 45 und 53: 9,4, 11,4, 10,9 und 9,6 %, also recht gut übereinstimmende Werte. Ganz aus der Reihe fällt dagegen Kreuzung Nr. 5. In dieser machen die normal fertilen Pflanzen nicht weniger als 83,7 % aller aus. Diese Kreuzung verhält sich auch hinsichtlich der Eigenschaftskombination der Elternarten ganz abweichend, worauf weiter unten näher eingegangen werden wird.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass der weitaus grösste Teil aller untersuchten Kreuzungen von *Ph. vulg.* × *multifl.* hinsichtlich Fertilität in den durch die oben besprochenen vier Kreuzungen Nr 11, 40, 45 und 53 angegebenen Rahmen fällt. Vereinzelt war der Prozent normal fertiler Pflanzen in F_2 noch geringer, wie in Kr. Nr. 3, selten etwas höher. Nur die einzige, mit der stark abweichenden *vulg.*-Linie 53, var. »*atropunctatus*», ausgeführte Kr. 5 fiel ganz aus der Reihe heraus. Weitere, mit dieser Linie neuerdings ausgeführte Kreuzungen werden zeigen, ob dies allgemeinere Gültigkeit besitzt.

Mit Hinblick auf die »normalerweise» sehr geringe Fertilität in F_2, die in den nächsten Generationen allmählich abnimmt, dürfte es als sowohl hoffnungslos wie kühn zu bezeichnen sein, an Hand solcher Generationen eine Genanalyse zu wagen. Und alle bisher an *Ph. vulg.* × *multifl.*-Kreuzungen ausgeführten Genanalysen sind, wenigstens soweit es sich um »das Zahlenmässige» handelt, von diesem Gesichtspunkt zu bewerten.

Bei einem experimentellen Studium der Grenze zwischen zwei Arten ist es von besonderem Interesse zu erfahren, in welcher Ausdehnung die taxonomisch trennenden Eigenschaften in weiteren Generationen — wenn solche erhältlich sind — miteinander kombiniert werden können. Im folgenden werden die F_2-Generationen von zwei Kreuzungen, Nr. 11 und Nr. 5, diesbezüglich besprochen. Kreuzung Nr. 11 kann als für die grosse Mehrzahl der von mir untersuchten Kreuzungen repräsentativ bezeichnet werden. Die übrigen, hier nicht mitgeteilten etwa 20 in F_2 und höheren Generationen studierten Kreuzungen zeigten je ihren mehr oder weniger ausgeprägten Typus, der sich vor allem darin bekundigte, dass die verschiedenen Eigenschaftskombinationen seltener oder häufiger auftreten. Die Erreichung einer fertilen Linie mit gewisser Kombination der arttrennenden Eigenschaften war also mit ungleich grossen Schwierigkeiten verknüpft. Gewisse Kombinationen konnten — wenigstens in einem Teil der Kreuzungen — überhaupt noch nicht angetroffen werden. Kreuzung Nr. 5 zeigt im Vergleich mit diesen jedoch, wie schon in F_1, ein ausserordentlich abweichendes Verhalten, wie wir gleich sehen werden.

Für Kreuzung Nr. 11 sind die Ergebnisse an 95 partiell sterilen und normal fertilen Pflanzen in Tab. 4 zusammengestellt. Wenn eine Eigenschaft dem *vulgaris*-Elter entsprach, wurde sie in der Kolonne durch ein *v* bezeichnet, *multiflorus* entsprechend durch *m*. War die Eigenschaft intermediär, also im Variationskreis jeder der Elternarten — soweit bekannt — nicht vorkommend, so wurde sie durch *i* angegeben.

Hinsichtlich Bau der Infloreszenz, Narbe und Keimblattstellung stiess dies auf keinerlei Schwierigkeiten. Für diese drei Eigenschaften sei auf die Beschreibung derselben im Kapitel F_1-Generationen verwiesen. Für die Blütenfarbe war die An- bzw. Abwesenheit von Rot entscheidend.

TABELLE 4. *Die Frequenz der Eigenschaftskombinationen von Ph. vulgaris und multiflorus in F_2 von Kreuzung Nr. 11; v = vulgaris, i = intermediär, m = multiflorus.*

Taxonomisch trennende Eigenschaften					Anzahl Pflanzen		
Infloreszenz	Narbe	Keimblattstellung	Blütenfarbe	Samenzeichnung	partiell sterile	normal fertile	Summe
v	*v*	*v*	*v*	*v*	1	—	1
i	*v*	*v*	*v*	*v*	2	—	2
v	*i*	*v*	*v*	*v*	3	—	3
i	*i*	*v*	*v*	*v*	4	1	5
v	*v*	*i*	*v*	*v*	6	—	6
v	*i*	*i*	*v*	*v*	9	1	10
i	*v*	*i*	*v*	*v*	3	1	4
i	*i*	*i*	*v*	*v*	6	2	8
v	*v*	*v*	*i*	*v*	1	—	1
v	*v*	*i*	*i*	*v*	2	—	2
v	*i*	*v*	*i*	*v*	2	1	3
v	*i*	*i*	*i*	*v*	2	—	2
i	*v*	*i*	*i*	*v*	3	1	4
i	*i*	*i*	*i*	*v*	18	2	20
i	*v*	*i*	*i*	*i*	—	1	1
v	*v*	*i*	*i*	*i*	1	—	1
i	*i*	*v*	*i*	*i*	1	1	2
i	*v*	*v*	*i*	*i*	1	—	1
i	*i*	*i*	*v*	*i*	3	—	3
i	*i*	*v*	*v*	*i*	3	—	3
v	*i*	*i*	*v*	*i*	1	1	2
v	*i*	*v*	*v*	*i*	1	—	1
v	*v*	*i*	*v*	*i*	2	—	2
i	*i*	*i*	*i*	*i*	2	2	4
v	*i*	*m*	*i*	*i*	1	—	1
i	*i*	*i*	*m*	*v*	—	1	1
i	*i*	*m*	*v*	*v*	1	—	1
m	*v*	*v*	*i*	*v*	1	—	1
					Sa. 80	15	95

Bei weissblütigen lässt sich eine solche Klassifikation nicht durchführen; solche Pflanzen wurden als *v* bezeichnet. Auch die Klassifikation der Samenfarbe konnte nur für jene mit *multiflorus*-Zeichnung (*circumdatus*-Typus) sicher stattfinden. Andere Typen können natürlich auch intermediär sein, was aber erst dann festgestellt werden kann, wenn das Zusammenwirken der betreffenden Gene beider Eltern klargelegt ist. In den Kolonnen Blütenfarbe und Samenzeichnung kann demnach ein Teil der als *v* klassifizierten in Wirklichkeit *i* zuzuschreiben sein.

Tab. 4 zeigt folgendes. Die 95 aufgenommenen F_2-Pflanzen konnten allein mit Hinsicht auf die fünf taxonomisch trennenden Eigenschaften in nicht weniger als 28 verschiedene Klassen eingeteilt werden. Würde man innerhalb jeder Klasse noch die verschiedenen Habitustypen und Farben berücksichtigen, so gäbe es kaum zwei gleiche Pflanzen. In einer Artkreuzung ist ein solches Verhalten mit Hinblick auf die grosse Anzahl spaltender Gene auch nicht erstaunlich.

Auffallend ist dagegen das sehr grosse Übergewicht an Individuen mit *v*-Charakteren im Vergleich mit solchen mit *m*-Charakteren. Dass der weitaus grösste Teil einer solchen F_2-Generation intermediäre Eigenschaften aufweisen wird, war ja zu erwarten, denn diese werden teils durch Heterozygotie, teils durch Neukombination von Genen der beiden Elternarten bedingt. Bei Spaltung in einer grösseren Anzahl von Genen werden demnach Individuen mit Homozygotie in mehreren Genen verhältnismässig selten sein. Unter den 95 F_2-Individuen von Kr. 11 wurde nur eines als mit *Ph. vulgaris* in den fünf Eigenschaften übereinstimmend klassifiziert. Bei Berücksichtigung weiterer Egenschaften müsste auch diese Pflanze wahrscheinlich als intermediär bezeichnet werden. — Von den übrigen 94 Individuen waren vier in allen fünf Eigenschaften intermediär, 90 zeigten teils *i*- und teils *v*-Eigenschaften.

Ganz anders verhielt es sich mit den *multiflorus*-Eigenschaften. Unter den eben genannten 90 Individuen, die ja alle in wenigstens einer der fünf taxonomischen Eigenschaften mit *vulgaris* übereinstimmten, gab es nur vier Individuen, die überdies in einer — und stets nur in einer einzigen — Eigenschaft mit *multiflorus* Übereinstimmung zeigten. Die Pflanzen mit einer *multiflorus*-Eigenschaft betrugen nur etwa 4,4 % jener, die einen *vulgaris*-Charakter zeigten. Wird das Vorkommen von *m*-Charakteren in Prozenten von *v*-Charakteren der gesamten F_2-Generation berechnet, so erhält man nicht mehr als 1,9 %. In ähnlicher Weise — natürlich mit einer gewissen Variation — verhielten sich die meisten der untersuchten *v.* × *m.*-Kreuzungen. In den höheren Generationen kann das Verhältnis durch Auslese stark nach gewünschter Rich-

tung verschoben werden, aber es kann als durchweg charakteristisch bezeichnet werden, dass die Vereinigung von homozygoten *multiflorus*-Charakteren auf umso grösseren Widerstand gestossen ist, je mehr solche man in fertilen Individuen anzuhäufen versuchte. Erwähnt sei hier, dass das unbegrenzte Stammwachstum, von *multiflorus* stammend, leichter mit den übrigen Eigenschaften dieser Art kombiniert werden konnte als das begrenzte. — Das starke Vorherrschen in F_2 von *vulgaris*-ähnlichen Typen wurde schon von E. v. Tschermak (1904) und von Ten Doornkaat-Koolman (1927) hervorgehoben.

Bevor die Ursachen für die Zusammensetzung einer solchen F_2-Generation erörtert werden, seien noch die F_2-Ergebnisse in *Kreuzung Nr. 5, vulg.*-Linie 53, »*atropunctatus*» × *multifl*-Linie 25, Zar, weissblütig, mitgeteilt.

Als ich im Jahre 1935 die erste F_2 von zusammen 89 Pflanzen am Felde betrachtete, bekam ich den bestimmten Eindruck, dass irgend ein Irrtum — eine Verwechslung oder dgl. — vorliegen musste. Denn die Pflanzen machten einen so einheitlichen *vulgaris*-Eindruck, dass mir jeder Gedanke an eine Artkreuzung unmöglich erschien. Alle Pflanzen hatten die Keimblattstellung und auch die Narbe von *vulgaris*; keine der Blüten war rot, alle zeigten die *vulgaris*-Farbe Laeliafarbig v_{lae}. Allmählich zeigte sich dann, dass das Stammwachstum teils begrenzt, teils unbegrenzt war; es gab Pflanzen mit kurzen unansehnlichen Ranken, wie es für die sog. Reiserbohnen kennzeichnend ist. Die Infloreszenzen zeigten teils *vulgaris*-, teils intermediären Typus. Dies war aber auch die einzige der fünf Eigenschaften, die auf eine Kreuzung mit *multiflorus* deutete. Die Samen hatten alle einheitliche Form und Grösse, sowie drei verschiedene Testafarben. Alle Sameneigenschaften waren aber für *vulgaris* charakteristisch. Die F_2 wurde noch weitere zwei Jahre mit gleichem Resultat wiederholt. Die F_1-Pflanzen und die darauf erhaltenen Samen waren, wie bei allen anderen Kreuzungen, *multiflorus* viel näher stehend.

Bei Gruppierung der 231 normal fertilen und 34 partiell sterilen Pflanzen, wie dies in Tab. 4 für Kreuzung Nr. 11 geschehen ist, resultieren nur zwei Gruppen. Eine mit nur *v*-Charakteren von 67 und eine mit intermediären Infloreszenzen aber im übrigen gleiche Gruppe von 198 Individuen. *m*-Charaktere sind in dieser Kreuzung also überhaupt nicht aufgetreten. Erwähnt sei noch, dass die Hülsen ziemlich stark schräg geriefelt (intermediär) und die Blätter ungewöhnlich stark behaart waren (neue Eigenschaft). Beide letztgenannten Eigenschaften waren in der F_2 einheitlich. Kreuzung Nr. 5 zeigte also in F_2 eine für

eine Artkreuzung ausserordentliche Einheitlichkeit und Übereinstimmung mit dem mütterlichen Elter, *Ph. vulgaris*, während F_1 gleichwie in anderen Kreuzungen stark väterliche Eigenschaften hatte.

Welche Ursachen können nun für diese Zusammensetzung von F_2-Generationen verantwortlich gemacht werden? Ohne Kenntnis der Dominanz-Verhältnisse könnte man vielleicht geneigt sein, anzunehmen, dass die *vulgaris*-Eigenschaften über die von *multiflorus* im allgemeinen dominieren. Aber die F_1-Generationen haben gerade das Gegenteil gezeigt. Die meisten Eigenschaften stehen dem väterlichen Elter, *multiflorus*, viel näher als *vulgaris*.

Eine *Zusammenfassung der Beobachtungen, die hier von Bedeutung sind*, ergibt folgendes: Die F_2-Generationen zeigen einen sehr hohen Ausfall an Kombinationen mit *multiflorus*-Eigenschaften (96 % und mehr). Die bei Besprechung der F_1-Generationen mitgeteilten Ergebnisse sind hiermit gut vereinbar. Der Prozent nicht funktionsfähiger Gameten in F_1 erreicht sehr wahrscheinlich etwa dieselbe Höhe. Die F_1-Pflanzen sind patroklin und nicht matroklin, was eine Bevorzugung des mütterlichen Genoms durch das mütterliche Plasmon ausschliesst. Die zytologischen Befunde ergaben eine ungestörte Reduktionsteilung bis zur Entstehung der Pollentetraden. Einem grossen Teil der jungen Pollenkörner fehlt das Vermögen zur normalen Fertigentwicklung; sie degenerieren anstatt dessen und es entsteht ein hoher Prozent tauber Körner. Auch für einen nennenswerten Teil der mehr oder weniger gut ausgebildeten (schwankende Grösse) ist Funktionsuntauglichkeit wahrscheinlich gemacht. Eine gleich hohe Funktionsuntauglichkeit für die weiblichen Gameten wurde durch Befruchtungsversuche von F_1-Pflanzen mit normalem *multiflorus*-Pollen wahrscheinlich gemacht. Die F_1-Generationen sind, je nachdem welche *Ph. vulgaris*-Linie als Elter dient, einheitlich oder auch heterogen, aus mehr oder weniger grossen Pflanzen und Zwergen bestehend. Der Pollen der *multiflorus*-Elternpflanzen erscheint bei okulärer Betrachtung vollkommen normal und einheitlich.

Mit Hinblick auf die vorstehend mitgeteilten Feststellungen mache ich folgende *Annahmen zur Erklärung* derselben. Der Pollen des fremdbefruchtenden *Ph. multiflorus* ist, trotz vollkommen normalen Aussehens und Einheitlichkeit der Körner, in seiner genotypischen Konstitution nicht einheitlich. Ein Teil der Pollenkörner von *multifl.* kann daher bei Verschmelzung mit weiblichen Gameten bestimmter Genkonstitution von *Ph. vulgaris* zur Entstehung von sterilen Zwergen (oder sonst abweichenden Formen, sog. intermediären Typen) führen. Die Chromosomenstrukturen der beiden hier in Frage stehenden Arten sind

so weitgehend übereinstimmend, dass in der Reduktionsteilung der F_1-Pflanzen keine Störungen wahrzunehmen sind und wahrscheinlich auch nicht vorkommen. Die Genome der beiden Arten unterscheiden sich in einer ziemlich grossen Anzahl von Genen, die hierbei nicht als Allele sondern substantiell aufzufassen sind. Aus diesem Grunde entsteht bei der Paarung der Chromatiden in der Meiosis ein grosser Prozent von neuen Genomen, die im weiteren Verlauf zum Auftreten von nicht funktionsfähigen Gameten führen. Je nach den Genomen, die von den Elternarten in die Kreuzung eingeführt werden, wird die F_2-Generation ihr bestimmtes Gepräge erhalten. Man kann sich vorstellen, dass nur gewisse, wenige Kombinationen lebensfähig sein werden. Einen typischen Repräsentanten hierfür bildet Kreuzung Nr. 5, bei der die verschiedenen Kombinationen äusserer Eigenschaften die Zahl 10 kaum überschreiten. In anderen Fällen wiederum wird der Möglichkeit zur Bildung lebensfähiger Kombinationen ein weit grösserer Spielraum zur Verfügung stehen, was die Entstehung von vielen Hunderten und mehr Typen gestatten wird. Kreuzung Nr. 11 sowie die Mehrzahl der anderen von mir untersuchten Kreuzungen verhalten sich, mehr oder weniger typisch, wie diese letztere Gruppe.

SPALTUNGSERSCHEINUNGEN IN HÖHEREN GENERATIONEN VON PHASEOLUS VULGARIS × MULTIFLORUS.

Wie bereits früher erwähnt, sind die niedrigeren Generationen der hier in Frage stehenden Kreuzungen aus mehreren Gründen, hauptsächlich aber wegen des verhältnismässig hohen Ausfalls infolge von Gametensterilität in F_1 usw., zu Spaltungsstudien nicht oder kaum verwendbar. Im folgenden wird daher aus höheren Generationen verschiedener Kreuzungen eine geeignete Auswahl getroffen, die es ermöglichen soll Aufschluss zu erhalten über die Art der Vererbung oder wenigstens über die Kombinationsergebnisse von Erbeinheiten der beiden Elternarten. Insgesamt soll dieses Kapitel einigermassen Bescheid geben über die Gendifferenzen zwischen den beiden Arten. — Die verschiedenen morphologischen und anderen Eigenschaften werden unten der Reihe nach in gesonderten Abschnitten behandelt.

DIE STELLUNG DER KEIMBLÄTTER.

Laut E. v. Tschermak (1902, 1904, 1912) zeigt die Stellung der Keimblätter eine komplizierte Spaltung zwischen hypo- und epigäisch. Für F_1 wurde die Stellung von diesem Verfasser als hypogäisch, von

UPHOF (1922) als etwas epigäisch angegeben. In meinen F_1-Generationen befanden sich die Keimblätter in der Bodenoberfläche mit einer gewissen Variation sowohl nach hypo- wie epigäisch zu. Die abweichenden Angaben der beiden Verfasser dürften wahrscheinlich durch verschiedene Sätiefe verursacht worden sein.

Die Beurteilung erfolgte laut den in Fig. 3 wiedergegebenen und im Kapitel über die F_1-Generationen beschriebenen Typen von Keimblattstellung. Der Minus-Typus, der bisher nur in wenigen neueren Kreuzungen vom *multiflorus*-Typus zu trennen versucht wurde, verbleibt hier im allgemeinen unberücksichtigt und mit letzterem vereinigt.

Bei Spaltung in einer quantitativen Eigenschaft, die, wie die Keimblattstellung, anscheinend alle Übergänge zwischen den beiden Elterntypen aufweist und wo überdies durch äussere Einflüsse eine gewisse Variation vorhanden ist, erhält man am einfachsten über die dieser zugrunde liegenden Genpaare Aufschluss durch Feststellung der Anzahl möglicher konstanter Typen. Diese sollen bei einem Selbstbefruchter ja homozygot sein. Schon im Abschnitt »Kreuzungseltern» finden wir zwei *multigaris*-Linien, Nr. 1 und 17, erwähnt, für die die Keimblattstellung als Plus angegeben wird. Aus *v.* × *m.*-Kreuzungen wurden bisher 10 solche, auch im übrigen konstante Linien ausgelesen. Auch der Null-Typus konnte konstant erhalten werden. Bisher liegen wenigstens 20 diesbezüglich konstante Familien vor. Der Null-Typus zeigt *anscheinend* nicht die gleiche Konstanz wie die übrigen Typen. Dies wird aber natürlich durch seine Lage erklärt, denn wenn er — modifikativ — nur unbedeutend tiefer zu sitzen kommt, wird er schon zum Minus-Typus und bei etwas höherer Lage leicht zum Plus-Typus. Dieser liegt dann aber nicht voll so hoch wie der konstante Plus-Typus. Und durch wiederholte Aussaat solcher »modifikativer» Varianten des Null-Typus konnte seine Konstanz festgestellt werden.

Ein durch Zahlen illustriertes Beispiel von modifikativer Variation wurde schon bei der Besprechung der F_1-Generation erwähnt: In F_1 von Kreuzung Nr. 11 wurden 35 Individuen als Null-, 8 als Minus- und 8 als Plus-Typen klassifiziert, eine schöne Verteilung um den Null-Typus anzeigend. Genotypisch sind natürlich alle diese F_1-Individuen als Null-Typen anzusprechen. Hinsichtlich des Verhaltens von »konstanten» Null-Typen sei ein Beispiel angeführt. In Kreuzung Nr. 3, F_9, wurde 1938 u. a. eine Familie mit 8 Null-Typen und 11 mit Übergängen zu *multiflorus*-(Minus-)Typen angetroffen. Die Nachkommen einer dieser Null-Typen bestanden aus 17 Null-Typen und 2 mit Stellung etwas unter dem Boden (Minus-Typus). Plus-Typen sind während diesen

zwei Jahren in diesen Familien überhaupt nicht vorgekommen. 1940 wurden die Nachkommen von 3 Pflanzen der Familie von 1939, eine vom Minus-Typus und 2 vom Null-Typus, untersucht. Die Minus-Pflanze gab nun 15 Pflanzen vom Null-Typus und 5 mit Übergängen zu Plus, die 2 Null-Pflanzen gaben 10 Pflanzen vom Null-, 1 Pflanze mit Übergang zum Minus- und 6 Pflanzen mit Übergang zum Plus-Typus.

Zwei Kreuzungen, Nr. 70 und 72, ausgeführt zwischen *vulg.* L. 108 und *multigaris*-L. 17 bzw. *vulg.* L. 214 und *multigaris*-L. 17, also beide Kreuzungen hinsichtlich Keimblattstellung der Kombination *vulgaris*- × Plus-Typus entsprechend, gaben bei Beurteilung am freien Feld: Variation zwischen *vulgaris* und Plus-Typus sowohl in F_1 wie in F_2.

Die bisherigen Beobachtungen berechtigen zur Annahme, dass für die Keimblattstellung wenigstens zwei Genpaare verantwortlich sind. Vier verschiedene homozygote Typen kommen vor: der *multiflorus*-, der Null-, der Plus- und der *vulgaris*-Typus. Bei Heterozygotie in beiden Genpaaren resultiert der Nulltypus. Kreuzung zwischen dem *vulgaris*- und Plus-Typus gibt einen zwischen diesen intermediären Typus. Die beiden hier wirksamen Gene bezeichne ich mit den Symbolen *hyp* und *epi*, abgeleitet von *hypo*- bzw. *epigäisch*.

Für das Vorhandensein weiterer Gene für die Keimblattstellung liegen bisher keine sicheren Anhaltspunkte vor. Eine genaue Analyse sämtlicher homo- und heterozygoten Typen wird nun durch Aussaat in Kästen und Klassifikation der jungen Pflanzen mittels Messung durchgeführt.

DIE VERERBUNG DER NARBENFORM.

Hierüber liegen in der Literatur keinerlei Angaben vor. Die einzige Mitteilung über die Narbe überhaupt macht KÖRNICKE (1876), der sagt, dass u. a. die Narbe die Bastardnatur seiner Pflanze dokumentiert.

Die in Kreuzungen von *vulg.* × *multifl.* auftretenden Formen der Narbe sind in Fig. 4 wiedergegeben. Dort, bei der Beschreibung der F_1-Generationen, sind auch die fünf verschiedenen Formen, die *vulgaris*-, *multiflorus*-, *transversus*-, *pilleus*- und die *introrsus*-Form näher beschrieben, worauf hier verwiesen sei. Nach Kreuzung der *vulgaris*- mit der *multiflorus*-Form resultierte in F_1 stets die *pilleus*-Form, die zwischen den auf der Innen- bzw. Aussenseite des Griffels herablaufenden Formen der Elternarten eine klar intermediäre Stellung einnimmt, indem sie sowohl auf der Aussen- wie auf der Innenseite etwas, auf letzterer etwas weiter, herabläuft.

In den F_2-Generationen solcher Kreuzungen spalteten gewöhnlich alle fünf Typen, sowie auch schwer zu klassifizierende Übergänge zwischen *transversus* und *multiflorus* einerseits sowie *introrsus* und *pilleus* andererseits aus. Bei Festhalten an den fünf Typen wurden z. B. folgende Zahlen erhalten:

	pilleus	*introrsus*	*vulgaris*	*transversus*	*multiflorus*
Kreuzung Nr. 11, F_2/1937 ..	46	34	4	2	4
» Nr. 44, F_2/1938 ..	16	28	7	—	3
» Nr. 45, F_2/1939 ..	35	47	3	2	11
» Nr. 53, F_2/1939 ..	47	50	11	1	2

Die Zwischentypen *transversus-multiflorus* wurden hier als *multiflorus* klassifiziert. — Irgendeine genetische Grundlage kann mit Hilfe dieser Zahlen natürlich nicht angenommen werden.

In den höheren Generationen, wo fertiles und selbstbestäubendes Material erhalten wurde, konnten vier der obigen Narbenformen konstant erhalten werden, nämlich ausser *vulgaris* und *multiflorus* noch *introrsus* und *transversus*. Die *transversus*-Form war übrigens bereits als für die *multigaris*-Linie 33 (siehe Abschnitt »Kreuzungseltern«) charakteristisch angegeben worden.

Wertvollen Bescheid über die Vererbung der Narbenform geben Kreuzungen zwischen *multigaris*-Linien mit der *transversus*-Form (L. 33) und *vulgaris*- bzw. *multiflorus*-Linien. Die Kombination *multiflorus*- × *transversus*-Narbe (Kreuzung Nr. 29) gab eine Zwischenform mit Übergängen zu den Elternformen. Die F_2-Generation war sehr schwierig zu klassifizieren, aber in höheren Generationen wurden *nur* die beiden Elterntypen wieder konstant erhalten. Hier liegt demnach ein klarer Unterschied in einem Gen vor. Die Kombination *transversus* × *vulgaris* gab in F_1 die *introrsus*-Form. Diese war, bei Kenntnis dass intermediäre Formen hier durch Heterozygotie bedingt werden, zu erwarten. Die *multiflorus*-Narbe läuft stark schräg auf der Aussenseite des Griffels herab und gibt mit der noch stärker auf der Innenseite herablaufenden Narbe von *vulgaris* die *pilleus*-Form. Die *transversus*-Narbe hat annähernd quergestellte Form; sie sollte daher bei Kreuzung mit der *vulgaris*-Narbe eine stärker auf der Innenseite herablaufende Form geben, und gerade dies trifft bei der *introrsus*-Form zu.

Der Vererbung der Narbenform in Kreuzungen von *Ph. vulgaris* × *multiflorus* liegt offenbar Spaltung in zwei Genpaaren zugrunde. In der einen Form bewirken die beiden Gene das Herablaufen der Narbe

auf der Innenseite des Griffels (die *vulgaris*-Form), in der anderen läuft sie schräg auf der Aussenseite herab (die *multiflorus*-Form). Bei Rezessivität in einem Gen entsteht die *transversus*-Form, bei Rezessivität in dem anderen die *introrsus*-Form. Heterozygotie bedingt je nach den verschiedenen Kombinationen verschiedene Zwischenformen. Die beiden hier wirksamen Gene belege ich mit Hinblick auf ihre Wirkung mit den Symbolen *Ext* und *Int*, abgeleitet von *extrorsus* = nachaussenzu und *introrsus* = nachinnenzu. Welche Eigenschaften den dominanten bzw. rezessiven Formen dieser beiden Gene zugeschrieben werden, erscheint hier gleichgültig, da die heterozygoten Formen typisch intermediär sind. Der Zusammenhang zwischen Genkonstitution und den einzelnen Typen geht aus dem unten mitgeteilten Spaltungsschema hervor. Zum geringeren Teil, in bezug auf die Formeln für die *pilleus*- und *introrsus*-Formen, ist es noch nicht ganz klargelegt.

Ext Ext	*Int Int*	*multiflorus*-Narbe
	Int int	Formen zwischen *multiflorus* und *transversus*
	int int	*transversus*-Narbe
Ext ext	*Int Int*	*pilleus*-Form?
	Int int	*pilleus*-Narbe
	int int	*pilleus-introrsus*-Formen?
ext ext	*Int Int*	*introrsus*-Narbe
	Int int	*introrsus-vulgaris*-Formen?
	int int	*vulgaris*-Narbe

Schematische Darstellung der Aufspaltung der Narbenform in Ph. vulgaris × multiflorus-Kreuzungen.

DIE VERERBUNG DER BLÜTENFARBE.

Die genanalytische Durcharbeitung der in Kreuzungen von *Ph. vulgaris* × *multiflorus* auftretenden Blütenfarben gehört zu den mühevollsten und zeitraubendsten. Für *Ph. vulgaris* ist (LAMPRECHT, 1936 a und 1936 b) eine Allelenserie $V—v_{lae}—v$ bekannt, die den Blütenfarben Bischofsviolett, Laeliafarbig, Weiss entspricht. Eine vierte Blütenfarbe, Blass Laeliafarbig, die mit der Färbung der Corona (Gen *cor*; LAMPRECHT, 1934 a) einherzugehen scheint, gehört vielleicht auch in diese Serie (v_{pal}). Ferner ist ein Gen für Farbenverstärkung am oberen inneren Rand der Fahne, *Aeq*, und ein Gen für farbige Strichelung längs den Nerven der Flügel, *lin*, bekannt. Ein weiteres Gen für Umwandlung von Bischofsviolett in Purpur (laut SHAW, 1913) ist mir bisher zur Untersuchung nicht vorgelegen.

Über die Blütenfarben in *Ph. vulg.* × *multifl.*-Kreuzungen geben frühere Verfasser (MENDEL, 1866; E. v. TSCHERMAK, 1902, 1904, 1912 und TEN DOORNKAAT-KOOLMAN, 1927) an, dass sie von Purpurrot und Dunkelviolett bis Blasslila und Weiss variieren. E. v. TSCHERMAK (1912) findet für Rote Farben: Blassviolett-Weiss annähernd monohybride Spaltung. TEN DOORNKAAT-KOOLMAN (l. c.) erwähnt als Erster das Auftreten von Hellgelb. MENDEL (1866) kommt zum Schlusssatz, dass viele Farben wahrscheinlich aus mehreren zusammengesetzt sind.

Von *Ph. multiflorus* sind mir folgende Blütenfarben bekannt:

Scharlachrot; Sorten: Rotblütige, Scarlet Runner, Haricot d'Espagne rouge (alle scheinen synonym zu sein).

Hell Scharlach/Blassrosa (die erste Farbe gilt für die Fahne, die zweite für die Flügel); Sorten: Zweifarbige, Bunt Blühende Bohne, Painted Lady, Bicolor Runner, Haricot d'Espagne bicolore (alle scheinen synonym zu sein).

Weiss, mit unbedeutend Lila Anflug; Sorten: Zar, Weissblütige, Jubilee Runner, Haricot d'Espagne blanc (alle scheinen synonym zu sein).

Weiss mit gelber Basis der Petalen; Sorte: Butterfly Runner.

Hell Amarantrosa; eine einzige in der Sorte Painted Lady spontan aufgetretene Pflanze wurde von mir 1939 beobachtet.

Den zu den hier behandelten Kreuzungen benutzten drei *multiflorus*-Linien Nr. 25, 26 und 27 entsprechen, wie schon im Abschnitt »Kreuzungseltern» erwähnt, die Farben: Weiss, Scharlachrot und Hell Scharlach/Blassrosa. In den Kreuzungen sind über zwanzig verschiedene Blütenfarben ausgespalten. Eine ausführlichere Behandlung dieses grossen Gebietes muss späteren Arbeiten vorbehalten bleiben. Hier beschränke ich mich auf die am besten analysierten und auch homozygot bekannten Farben. Es folgt zuerst eine Beschreibung der Blütenfarben an Hand der drei Farbenarbeiten: Répertoire de Couleurs, 1905 (unten abgekürzt zu RC), OSTWALD, Farbentafeln (= FT) und RIDGWAY, Color Standards, 1912 (= CS). Bei der Beurteilung der Farben am Feld müssen stets neu geöffnete Blüten verwendet werden, da die Farben, besonders bei trockenem Wetter, ziemlich schnell verblassen können. Geringe Unterschiede in der Farbenintensität kann man zwischen Blüten derselben Pflanze wahrnehmen je nachdem sie dem Sonnenlicht ausgesetzt waren oder im unteren Teil der Pflanze, von den Blättern beschattet, sich entwickelt haben.

Scharlachrot; die Farbe der Linie 26. Aussenseite der Fahne etwas dunkler Scharlachrot, Innenseite der Fahne und Aussenseite der Flügel

Scharlachrot, RC 85/3—4, CS Scarlet-Scarlet Red, I, 4 —; Innenseite der Flügel etwas heller, CS I, 5 —. FT 7,5 ra, Innenseite der Flügel 7,5 pa.

Salmonrot; die Farbe der *multigaris*-Linie Nr. 17. Fahne und Aussenseite der Flügel RC 126/4, Innenseite der Flügel heller, Salmonrosa, RC 126/1; im CS entspricht die dunklere Farbe I, 4—5 b, Peach Red; Innenseite heller, Strawberry Pink, CS I, 5 d. FT 7,5 na, Innenseite 7,5 ia.

Salmonrosa; die Blütenfarbe der *multigaris*-Linie Nr. 1. Fahne und Aussenseite der Flügel Salmonrosa, auch Rosig Lachsrot genannt, RC 126/1; Innenseite der Flügel heller, Blass Salmonrosa = Inkarnatrosa, RC 134/1. Die dunklere Aussenfarbe entspricht im CS etwa Strawberry Pink, aber noch etwas heller: I, 5 d—e; Innenseite der Flügel CS I, 5 e—f, Shrimp Pink. FT 7,5 ia, Innenseite 7,0 ea.

Blass Salmonrosa. RC 134/1 = Inkarnatrosa. Innenseite der Flügel bedeutend heller, nicht wiedergegeben. CS I, 5 f, Shrimp Pink, Innenseite noch etwas heller. FT 7,0 ea, Flügelinnenseite 7,0 ca.

Diese drei Blütenfarben Salmonrot, Salmonrosa und Blass Salmonrosa bilden eine Aufhellungsserie. Sie haben gleiche Farbe, nur wird diese zunehmend heller. Bei den hellsten Tönen schlägt mitunter — besonders am oberen Rand der Fahne — etwas Cremefarben durch.

Begoniarot. Meine *multigaris*-Linien 50, 70, 71 und 76 haben diese Blütenfarbe. RC 123/3—4, aber gewöhnlich etwas klarer, leuchtender. Die Innenseite der Flügel ist heller, *Begoniarosa*, RC 123/1. Im CS Begonia Rose I, 1 b—a; Flügelinnenseite I, 1 d. FT zwischen 8,5—9,0 pa. Flügelinnenseite 8,5 ia.

Begoniarosa. Im RC 123/1, aber etwas heller und klarer. Innenseite der Flügel in gleicher Farbe aber bedeutend heller, *Blass Begoniarosa.* Im CS Begonia Pink, I, 1 d. Flügelinnenseite Hermosa Pink, I, 1 f. FT 8,5 ia, Flügelinnenseite 8,5 ea—ca.

Blass Begoniarosa. Ist im RC nicht wiedergegeben, ähnlich RC 123/1, aber bedeutend blasser. Entspricht im CS I, 1 f—g, Hermosa Pink. Innenseite der Flügel noch blasser, Pale Hermosa Pink, CS I, 1 h. FT 8,5 ea, Innenseite der Flügel 8,5 ca und heller. Das homozygote Vorkommen dieser Farbe ist noch nicht erwiesen.

Die nun beschriebenen drei Blütenfarben bilden wiederum, wie schon aus der Beschreibung hervorgegangen ist, eine Aufhellungsserie derselben Farbe. Die Farbe jeder nächsthelleren entspricht stets annähernd der Farbe der Flügelinnenseite der vorhergehenden, dunkleren. Bei den beiden helleren Farben *Begoniarosa* und *Blass Begonia-*

rosa gewahrt man auch hier ein Zutagetreten der Cremefarbe am oberen Rand der Fahne.

Hell Amarantrot. Im RC entspricht diese Farbe 154/1, ist aber etwas klarer und leuchtender. Die Flügel, besonders die Innenseite, sind bedeutend heller, *Hell Amarantrosa*, eine im RC nicht wiedergegebene Farbe. Das im CS wiedergegebene Amaranth Pink, XII, 69 d, hat zu stark violetten Einschlag. Die Blütenfarbe entspricht im CS viel besser Light Rosolane Purple, CS XXVI, 69′ c (zwischen b und d). Die Flügel sind heller, Pale Rosolane Pink XXVI, 69′ d—e. FT 9,5 ia, Flügel und besonders deren Innenseite heller FT 9,5 ea und noch heller. Meine *multigaris*-Linie Nr. 75 hat die Blütenfarbe *Hell Amarantrot.*

Hell Amarantrosa. Im RC nicht wiedergegeben, ein helleres 154/1. Im CS Light Rosolane Purple, XXVI, 69′ d—e. Die Flügel, namentlich die Innenseite bedeutend heller, CS XXVI, 69′ g. FT 9,5 ga, Flügel 9,5 ca. Diese Blütenfarbe ist charakteristisch für meine *multigaris*-Linie Nr. 59.

Blass Amarantrosa. Noch heller als die vorige, aber mit dieser i. ü. übereinstimmend. Im RC nicht wiedergegeben. CS XXVI, 69′ g. Flügel fast Weiss, nur mit schwachem Anflug von Blass Amarantrosa. FT 9,5 ca, Flügel heller.

Die nun beschriebenen drei Farben bilden die dritte Aufhellungsserie. Jeder dieser drei Serien kommt demnach eine ganz bestimmte Farbe zu, die in drei verschiedenen Helligkeitsgraden vorkommt. Bei den zuletzt beschriebenen beiden hellen Farben *Hell* und *Blass Amarantrosa* tritt der Cremefarbige Grund der Fahne ganz besonders deutlich am oberen Rand und an der Basis der Aussenseite zutage.

Hell Scharlach/Blassrosa. Es ist dies die Farbe der *multiflorus*-Linie 27, aus Painted Lady (= Buntblühende Prunkbohne). Die Fahne ist Scharlachrot, aber etwas heller als bei der Scharlachrotblütigen: RC 81/1—2, also mehr Tomatenrot entsprechend. Die Flügel sind Blassrosa gefärbt, im RC entspricht diese Farbe Hell Hortensiarot 132/1. Ausserdem sind die Flügel stets mehr oder weniger deutlich in ihrer Längsrichtung gestreift, auf fast weissem Grund. Im CS entspricht die Fahnenfarbe I, 5 —, die Flügelfarbe Pale Hermosa Pink I, 1 f—g. Fahnenfarbe in FT 7,5 pa, Flügelfarbe 8,5 ea. Diese Form muss ein besonderes Gen für Zweifarbigkeit der Blüte besitzen.

Weiss ist die Farbe der *multiflorus*-Linie 25 aus der Sorte Zar. Bei genauer Betrachtung zeigt das Weiss einen ganz schwachen Anflug von Lila.

Ausser den oben beschriebenen Blütenfarben gibt es, wie bereits erwähnt, noch eine ganze Reihe von Blütenfarben. Die zehn geschil-

derten Farben können erstens mit den drei *vulgaris*-Farben Bischofsviolett, Laeliafarbig und Blass Laeliafarbig kombiniert werden, ferner können alle mit dem Verstärkungsgen *Aeq* auftreten. Der zweifarbige Blütentypus kann, wie sich gezeigt hat, in vielen Farbenkombinationen, vielleicht allen, auftreten. Aber nicht nur der Typus mit dunkler gefärbter Fahne und hellen Flügeln ist angetroffen worden, sondern auch umgekehrte Kombinationen wurden gefunden. Hierfür dürfte ein weiteres Gen verantwortlich zu machen sein. Schliesslich wurden in einer Kreuzung mehrere gelbe bis orangefarbige Töne angetroffen. Ten Doornkaat-Koolman (1927) hat, wie bereits erwähnt, auch eine gelbe Blütenfarbe gefunden. Dies ist von besonderem Interesse, da die gelbe Blütenfarbe bisher als taxonomisches Kennzeichen für die orientalischen, einjährigen *Phaseolus*-Arten gedient hat. — Zu dem nun skizzierten Farbenreichtum, der in *vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen erhalten werden kann, kommt noch, dass Heterozygotie Zwischentöne bedingt. Es dürfte nicht zuviel gesagt sein, wenn man behauptet, dass wenigstens Hundert verschiedene Farben existieren könnten; ein Teil dieser wird sich allerdings bei okulärer Betrachtung nicht sicher unterscheiden lassen.

Die Blütenfarbe des Bastarden Laeliafarbig × Scharlachrot wurde summarisch als Lachsrot bezeichnet. Diese Blütenfarbe steht Salmonrot sehr nahe, nur zeigt sie einen schwachen Übergang nach Begoniarosa zu. Salmonrot und von diesem nicht sicher unterscheidbare, nahestehende Farben werden also in verschiedener Weise aufspalten können. Einige Beispiele seien erwähnt. In Kreuzung Nr. 1, F_8—F_{10}, wurde u. a. gefunden.

14 Familien gaben:	152	Salmonrot	: 58	Laeliafarbig		
Erwartet:	157,50	»	: 52,50	»		
D/m für 3 : 1 =	0,88					
6 Familien gaben:	72	Salmonrot	: 25	Weiss		
Erwartet:	72,75	»	: 24,25	»		
D/m für 3 : 1 =	0,18					
8 Familien gaben:	68	Salmonrot	: 26	Laeliafarbig	: 29	Weiss
Erwartet:	69,19	»	: 23,06	»	: 30,75	»
D/m für 9 : 3 : 4 =	— 0,22		+ 0,71		— 0,37	

Das Salmonrot zeigte in den Familien Schwankungen nach Salmonrosa zu. Das letzte Spaltungsergebnis spricht für Spaltung teils im Grundgen für Blütenfarbe *P*, teils für Spaltung in einem neuen Gen für

Salmonrot. Dieses will ich mit dem Symbol *Sal* bezeichnen. Das Vorkommen von Übergängen von Salmonrot zu Salmonrosa scheint mir darauf hinzudeuten, dass Heterozygotie in *Sal* einen helleren Ton bedingt. Hierfür sprechen auch alle Farben, die die F_1-Pflanzen auszeichneten. Und Gleiches gilt ja für alle Blütenfarben von *Ph. vulgaris*.

Ausser den obigen Spaltungen wurde auch monohybride Spaltung nach 3 Salmonrot : 1 Salmonrosa mit schwer abzugrenzenden Zwischenfarben sowie Spaltung in den vier Farben Salmonrot, Salmonrosa, Laeliafarbig und Weiss gefunden. Diese Feststellungen berechtigen zur Annahme, dass Salmonrosa zusammen mit v_{lae}, das Gen für Laeliafarbig, Salmonrot gibt. Salmonrot und Salmonrosa lagen ja als reine Linien seit mehreren Jahren vor. Zur weiteren Aufklärung des Verhältnisses zwischen diesen beiden Farben wurde eine Kreuzung, Nr. 72, ausgeführt zwischen der *multigaris*-Linie 17, Blütenfarbe Salmonrot und der *vulgaris*-Linie 214, die nur das Grundgen für Blüten- und Testafarbe *P* enthält. F_1 zeigte eine am ehesten mit Salmonrosa übereinstimmende Farbe und F_2 spaltete folgendermassen.

Gefunden:	72	Salmonrot : 167	Salmonrosa : 108	Weiss
Erwartet:	86,75	» : 173,50	» : 86,75	»
D/m für				
1 : 2 : 1 =	— 1,83	— 0,70	+ 2,64	

Diese Spaltung beweist dreierlei. Teils dass Salmonrosa durch Heterozygotie in dem Gen bedingt werden kann, das für die Blütenfarbe Salmonrot verantwortlich ist, teils dass die Ab- oder Anwesenheit des *vulgaris*-Gens v_{lae} in Salmonrot okulär nicht sicher feststellbar erscheint, und schliesslich, dass den beiden Arten *Ph. vulgaris* und *multiflorus* dasselbe Grundgen für Blütenfarbe zugrunde liegt.

Ähnliche Verhältnisse wie für Salmonrot und Salmonrosa wurden für Begoniarot und Begoniarosa gefunden. Von diesen Farben gibt es Zwischenstufen zu Salmonrot und Salmonrosa, bedingt durch Heterozygotie. Die dritte Serie, Hell Amarantrot, Hell Amarantrosa und Blass Amarantrosa, ist ebenso wie die Salmonserie selbständig, d. h. aus diesen Farben kann keine der Salmonserie ausspalten und umgekehrt. Die Begoniaserie verhält sich in dieser Hinsicht abweichend, sie kann sowohl Farben der Salmon- wie der Amarantserie ausspalten. Ein näheres Eingehen auf diese Verhältnisse, die vollständig erst durch jetzt im Gange befindliche Kreuzungen zwischen den verschiedenen konstanten *multigaris*-Linien geklärt werden können, verbietet mir der Umfang dieser Arbeit. Hier soll nur die wahrscheinliche genetische

Grundlage für diese drei Serien von Blütenfarben, einschliesslich Scharlachrot, angedeutet werden.

Für Hell Amarantrot nehme ich aus gleichen Gründen wie für Salmonrot ein Gen an, das mit dem Symbol *Am* belegt werden soll.

Sowohl für die Salmon- wie für die Amarantserie kann einstweilen angenommen werden, dass sie je drei multiple Allele bilden, also ähnlich wie dies für die Serie V—v_{lae}—v bei *Ph. vulgaris* bewiesen ist. Die Kombination der beiden Serien *Sal* und *Am* ergibt eine dritte, die Begoniaserie laut folgendem Schema:

Salmonrot	Hell Amarantrot	Scharlachrot
Salmonrosa	Hell Amarantrosa	Begoniarot
Blass Salmonrosa	Blass Amarantrosa	Begoniarosa

Wenn auch bisher nichts gegen diese Annahme spricht, so will ich sie einstweilen doch nur als Arbeitshypothese betrachtet wissen. Zusammen mit dem *vulgaris*-Gen *V*, das allein die Farbe Bischofsviolett bedingt, bekommt man entsprechende Serien von dunkleren Farben.

Die in Kreuzungen von *Ph. vulg.* × *multifl.* bisher beobachteten Spaltungen in Blütenfarben berechtigen zur Annahme, dass *Ph. multiflorus* wenigstens fünf Gene besitzt, die in *Ph. vulgaris* nicht vorkommen. Es sind dies erstens die beiden oben aufgestellten Gene *Sal* und *Am*; ein weiteres Gen bedingt in rezessiver Form (E. v. Tschermak, 1904) die Zweifarbigkeit der Blüte mit dunkler gefärbter Fahne. Dieses Gen will ich, abgeleitet von der rezessiven Eigenschaft zweifarbig, *bicolor*, mit dem Symbol *bic* belegen. Ein viertes Gen wird für die Ausbildung gelber Blütenfarben (s. oben) und ein fünftes für umgekehrte Zweifarbigkeit mit heller Fahne und dunkleren Flügeln verantwortlich zu machen sein. *Ph. vulgaris* hat wenigstens drei Gene für Blütenfarbe, *V*, *Aeq* und *Lin*, die *multiflorus* nicht zuzukommen scheinen. — Die beiden Arten *Ph. vulgaris* und *multiflorus* unterscheiden sich also allein hinsichtlich Blütenfarben in wenigstens acht Genen.

DIE INFLORESZENZTYPEN.

Bei der botanisch-systematischen Abgrenzung von *Ph. vulgaris* und *multiflorus* sowie bei der Besprechung der F_1-Generationen wurden die Blütenstände der beiden Arten folgendermassen charakterisiert. Bei *Ph. vulg.* haben die Infloreszenzen 2—3, selten bis 5 Internodien, bei *multifl.* 10—16. Das erste Internodium ist bei *vulg.* höchstens zweimal länger als das zweite, bei *multifl.* 4—5 Mal. Auch wurde betont,

dass der oft angeführte Unterschied, dass das Tragblatt bei *vulg.* länger sei als die Infloreszenz nicht in allen Fällen Gültigkeit hat. Bei verzweigten Blütenständen scheint dies kaum je der Fall zu sein. Fig. 9 zeigt eine aus einer *vulgaris*-Kreuzung erhaltene Pflanze, bei der eine Infloreszenz deutlich länger ist als das dazugehörige Tragblatt.

Hier ist vor allem von Interesse, welche und wieviele erblichen Unterschiede dem verschiedenen Infloreszenzbau der beiden Arten zugrunde liegen. In Fig. 5 (S. 85) sind ausser je einer typischen *vulgaris*- und *multiflorus*-Infloreszenz zwei intermediäre Formen abgebildet.

Fig. 9. Perlbohne, ausgespalten aus *vulgaris*-Kr. 233, F_6 (Frühe Tausend für Eine, L. 52 × Wachs Express, L. 161); die Infloreszenz ist deutlich länger als das dazugehörige Tragblatt. — $^1/_8$.

Die linke dieser vereinigt den grossen Unterschied zwischen erstem und zweitem Internodium von *multiflorus* mit der geringen Internodienanzahl von *vulgaris*, die rechte dagegen die allmählich abnehmende Internodienlänge von *vulgaris* mit der grossen Internodienzahl von *multiflorus*. Fig. 10 zeigt zwei Pflanzen, von denen die linke Infloreszenzen mit etwa vier sehr kurzen Internodien, zwischen 1—3 cm variierend, aufweist. Die rechte Pflanze, die auch im übrigen bisher ganz unbekannten Habitus aufweist, zeigt Infloreszenzen, die der eben erwähnten Kombination von allmählich abnehmender Internodienlänge mit grosser Internodienzahl entsprechen.

Auch in bezug auf die Richtung der Infloreszenzen sind grosse

Fig. 10. Infloreszenztypen. Links Pflanze mit sehr kurzen Blütenstand-Internodien; rechts Pflanze mit langen erecten Blütenständen. Beide aus F_{11} von *v.* × *m.*-Kr. 3. — $^1/_8$.

Fig. 11. Zwei Pflanzen mit langen Infloreszenzen mit allmählich abnehmender Internodienlänge. Links mit schräg aufwärts gerichteten Blütenständen aus F_7 von *v.* × *m.*-Kr. 9; rechts mit stark nach aussen gerichteten Blütenständen aus F_7 von *v.* × *m.*-Kr. 11. — $^1/_{10}$.

Unterschiede an den Tag gekommen. Während die Blütenstände in Fig. 10 rechts, trotz ihrer bedeutenden Länge, gerade aufrecht stehen, sind sie in Fig. 11 links, so wie bei *vulgaris* gewöhnlich, schräg nach oben-aussen gerichtet, in Fig. 11 rechts dagegen stark nach aussenseitwärts gerichtet. Da diese Typen mit verschiedener Richtung der Infloreszenzen konstant erhalten werden konnten, dürfte mit dem Vorhandensein von wenigstens zwei hierfür verantwortlichen Genpaaren zu rechnen sein.

Seit 1935 ist das gesamte Material hinsichtlich Infloreszenztypen derart beurteilt worden, dass teils die Anzahl Internodien, teils die aufeinanderfolgende Länge wenigstens der ersten drei in cm vermerkt worden ist. Eine genanalytische Behandlung dieses Materials fällt ausser den Rahmen dieser Arbeit. Hier sollen nur kurz als Beispiel einige einheitliche Familien-Serien aus der F_{10}- und F_{11}-Generation von Kreuzung Nr. 3 zur Charakteristik der Kombinationsmöglichkeiten angeführt werden. Hierbei gibt die erste Zahl, z. B. I 5, die Anzahl Internodien in der Infloreszenz, die nächsten drei (zwei) Zahlen die Länge der ersten drei (zwei) Internodien und die dritte die Anzahl Individuen in der Familie an. Es wurden stets die drei am besten entwickelten Infloreszenzen pro Pflanze berücksichtigt.

Gruppe A.

I 2 — 7, 2 — 20
I 2 — 6, 2 — 18
I 2 — 7, 2 — 19
Sa. 57

Gruppe B.

I 4 — 7, 3, 2 — 20
I 4 — 8, 5, 3 — 13
I 5 — 8, 4, 3 — 20
I 5 — 8, 5, 4 — 19
Sa. 72

Gruppe C.

I 5 — 11, 5, 4 — 12
I 5 — 10, 6, 4 — 9
I 5 — 10, 6, 4 — 16
Sa. 37

Gruppe D.

I 4 — 12, 10, 4 — 20
I 5 — 14, 10, 4 — 16
Sa. 36

Gruppe E.

I 4 — 11, 4, 2 — 20
I 3 — 14, 5, 2 — 19
I 3 — 11, 5, 3 — 20
I 5 — 15, 4, 3 — 20
Sa. 79

Gruppe F.

I 5 — 8, 9, 4 — 20
I 6 — 7, 8, 5 — 16
I 6 — 8, 6, 4 — 19
I 6 — 8, 8, 4 — 17
Sa. 72

Gruppe G.

I 6 — 12, 9, 3 — 20
I 6 — 10, 7, 5 — 19
Sa. 39

Gruppe H.

I 5 — 17, 4, 3 — 20
I 6 — 17, 4, 3 — 20
Sa. 40

Gruppe I.

I 8 — 5, 7, 5 — 20
I 8 — 8, 8, 3 — 20
Sa. 40

Gruppe K.

I 11 — 6, 4, 4, — 17

Die angeführten zehn Gruppen mögen zur Orientierung über die Kombinationsmöglichkeiten genügen. Für die Gruppe A ist die geringe Internodienanzahl 2 und das lange erste Internodium, 3 Mal länger als das zweite, charakteristisch. Gruppe B zeigt am nächsten Übereinstimmung mit dem *vulgaris*-Typus mit allmählich abnehmender Internodienlänge und verhältnismässig kleiner Anzahl Internodien. Gruppe C hat schon eine ziemlich lange Infloreszenz; das erste Internodium ist

Fig. 12. Pflanze mit *multiflorus*-ähnlichen Infloreszenzen, aber i. ü. von *vulgaris*-Habitus mit begrenztem Stammwachstum; aus F_9 von *v.* × *m.*-Kr. 3. — 1/8.

10—11 cm lang. Gruppe D zeigt sehr langes erstes und zweites Internodium um dann schnell an Länge abzunehmen. Gruppe E ist hinsichtlich der Abnahme der Internodienlänge mit *multiflorus* übereinstimmend, nur ist die Internodienanzahl klein wie bei *vulgaris*. Gruppe F hat etwa 6 Internodien, aber allmählich abnehmende Internodienlänge. Gruppe G ist von dieser vielleicht nicht sicher verschieden. Gruppe H ähnelt am meisten der Gruppe E, hat aber besonders langes erstes Internodium, 17 cm. Gruppe I und K haben allmählich abnehmende Internodienlänge wie bei *vulgaris*, aber hohe Internodien-

anzahl, 8 bzw. 11. Fig. 12 zeigt eine Pflanze, die am ehesten der Gruppe H entspricht.

Die mitgeteilten Beispiele von hinsichtlich Infloreszenzbau einheitlichen Familien dürften genügen, um die Wirkung von wenigstens zwei Genpaaren für Internodienlänge und zwei für Internodienanzahl festzustellen. Innerhalb von *Ph. vulgaris* scheint bisher die Wirkung keines dieser Genpaare bekannt geworden zu sein, weshalb sie höchst wahrscheinlich dem Artunterschied zuzuschreiben sein dürften.

In einer früheren Arbeit habe ich die Vererbung der Verzweigung

Fig. 13. Pflanzen mit wiederholt verzweigten Infloreszenzen. Links vom *vulgaris*-Typus, kleinblütig, aus der *vulg.*-Kreuzung 28; rechts aus *vulg.* × *multifl.*-Kr. 44, F_4; Blüten gross und Begoniarot. — 1/8.

der Infloreszenzen studiert (LAMPRECHT, 1935 b) und für diese zwei Gene verantwortlich gefunden. Das Gen *ram* bedingt in rezessiver Form Verzweigung, das Gen *iter* zusammen mit diesem 3-fache Verzweigung der Infloreszenz. Einen *ram iter*-Typus zeigt die Pflanze in Fig. 13 links. In der *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 44, L. 195 *ram iter* × L. 27, Painted Lady, wurde die Kombinationsmöglichkeit dieses Infloreszenztypus mit anderen *multiflorus*-Eigenschaften studiert. Nach den bisher vorliegenden Ergebnissen in F_2—F_4 zu urteilen, dürften die meisten der oben besprochenen Infloreszenztypen auch in verschiedenen Verzweigungsgraden erhalten werden können. Nur Formen mit geringer Internodienanzahl, 2—4, scheinen schwierig erhältlich. Die

Pflanze in Fig. 13 rechts hat reich verzweigten Blütenstand, kurze Internodien und Begoniarote Blütenfarbe.

DIE EIGENSCHAFTEN DER BLÄTTER.

Diese sollen hier nur ganz kurz besprochen werden. Fig. 14 zeigt die an voll fertilen Individuen von *v.* × *m.*-Kreuzungen aufgetretenen

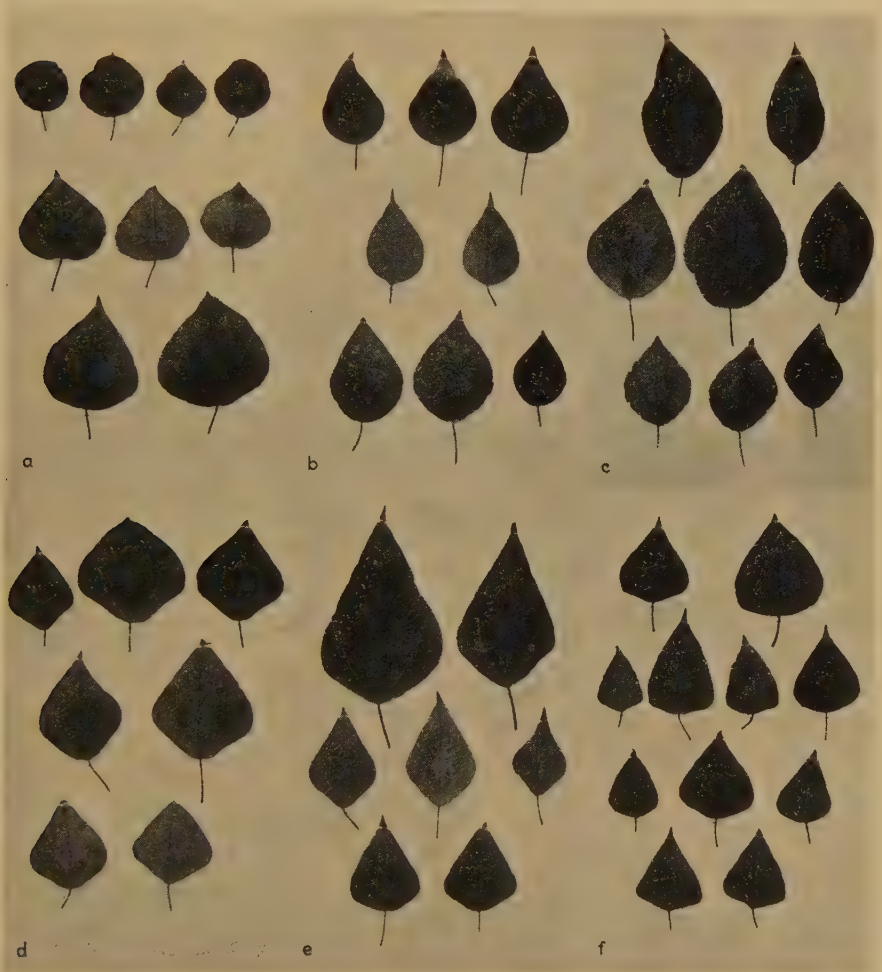

Fig. 14. Die verschiedenen in *Ph. vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen an voll fertilen Individuen aufgetretenen Blattypen. *a*, *b* und *c* am Grunde abgerundet, *d*, *e* und *f* am Grunde verschmälert; *f* fast quer.

Blattformen. In Übereinstimmung mit diesen sowie den in Fig. 17 abgebildeten erfolgte auch die Beurteilung des Kreuzungsmaterials.

Als Neukombinationen sind die Blattformen in Fig. 14 *c* und *f* und vielleicht auch *d* aufzufassen. Sie sind mir bei den Elternarten bisher unbekannt gewesen. Jedenfalls haben sie in den Kreuzungen einer Neukombination von Genen ihre Entstehung zu verdanken. Diesbezüglich scheint also wenigstens ein Genunterschied zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus* zu bestehen.

Ausser den in Fig. 14 abgebildeten »normalen» Blattformen, sind auch mehrere abnorm anmutende Typen aufgetreten. So wurden in Kreuzung Nr. 3 mehrere konstante Familien mit schildförmigen Blät-

Fig. 15. Linke Pflanze mit stark asymmetrischen Blättchen aus F_7 von *v.* × *m.*-Kr. 14; rechte Pflanze mit schildförmigen Blättern aus F_{10} von *v.* × *m.*-Kr. 3. — 1/8.

tern erhalten, wie sie die Pflanze in Fig. 15 rechts zeigt. Die Pflanze links in derselben Fig. wird durch ungewöhnlich asymmetrische Blättchen charakterisiert. Von dieser Form sind noch keine einheitlichen Familien erhalten worden. Blätter von schalenförmigem oder besser gerolltem Aussehen, wie man sie bei vielen Tomatensorten gewohnt ist, zeigen die Pflanzen in Fig. 26. Von diesem Typus ist eine ganze Reihe von konstanten Familien erhalten worden. Bei den letzteren wie bei den schildförmigen Blättern handelt es sich zweifellos um erbliche Neukombinationen — auch wenn z. B. die Rollung der Blätter durch ein Virus bedingt sein sollte.

Eine sehr starke Variation zeigte die *Grösse der Blätter*. Man vergleiche zu diesem Zweck z. B. die Pflanze in Fig. 27 rechts, deren

Blätter eine Länge von 4—5 cm erreichen mit jenen der Pflanze in Fig. 12, deren Blätter eine Länge von 14 bis 17 cm haben. In dieser Hinsicht ist in *v.* × *m.*-Kreuzungen sehr starke Transgression zu beobachten. Da wenigstens 6—8 verschiedene konstante Blattgrössen erhalten werden können, die über die Variationsbreite der Eltern hinausgehen, ist allein diesbezüglich zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus* mit einem Unterschied von drei Genen zu rechnen.

Eine andere Eigenschaft der Blätter, die in ein paar Kreuzungen studiert worden ist, ist die *Behaarung*. Alle *Ph. vulgaris*- und *multiflorus*-Formen haben mehr oder weniger behaarte, rauhe Blätter. Eine mikroskopische Untersuchung zeigt, dass diese kurze und lange Trichome tragen. Die Länge der kurzen schwankt zwischen 0,06 und 0,16 mm, die der langen zwischen 0,55 und 0,90 mm. Aus *v.* × *m.*-Kreuzungen wurden Pflanzen erhalten, die bei okulärer Betrachtung vollkommen glatt und glänzend erschienen. Diese haben keine langen, sondern nur ganz wenige kurze Trichome. Am qmm gibt es etwa eines, und dieses sitzt auf einem Blattnerv. Die am stärksten behaarten Blätter, die ganz matt aussehen und sich sehr rauh anfühlen, haben dagegen 30—35 kurze und 4—6 lange Trichome am qmm. Auch in dieser Eigenschaft hat sich, gleichwie bezüglich Blattgrösse, starke Transgression geltend gemacht.

Für die *Blattstellung* wurde von mir (LAMPRECHT, 1937) ein Gen *Sur* aufgestellt, das in dominanter Form bedingt, dass die Blätter vom Stamm nach abwärts gerichtet sind. Es zeigt sich, dass der Höcker, der bei den normalen, schräg nach aufwärts gerichteten Blättern auf der Unterseite des Blattstieles an dessen Ansatzstelle am Stamm sitzt, bei den *Sur*-Pflanzen sich auf der Oberseite befindet. Das Aussehen einer solchen Pflanze zeigt Fig. 16. Diese Form trat, wie l. c. mitgeteilt, in meinem Kreuzungsmaterial von 1926—1936 von insgesamt etwa 300.000 Pflanzen sechsmal auf, was etwa 0,02 ‰ entspricht.

Die *vulg.* × *multifl.*-Kreuzung Nr. 40 wurde ausgeführt zwischen der *vulg.*-Linie 164 mit *Sur*-Blattstellung und der *multifl.*-Linie 27. Hier ist die Feststellung von Interesse, dass das Gen *Sur* auch in *v.* × *m.*-Bastarden dominierte. Die 19 grossen F_1-Pflanzen vom *multiflorus*-Typus hatten alle nach abwärts gerichtete Blätter. In der noch sehr sterilen F_2-Generation wurden 25 *Sur*- und 45 *sur*-Pflanzen verzeichnet, in der F_3 bereits 78 *Sur*- und 66 *sur*-Pflanzen. Ein gutes Beispiel für die Aussichtslosigkeit, die Zahlen der niedrigeren Generationen von *v.* × *m.*-Kreuzungen zur Genanalyse zu verwenden.

Eine zweite interessante Beobachtung ist, dass die Mutation von

sur nach *Sur*, die im *vulgaris*-Kreuzungsmaterial nur mit einer Häufigkeit von etwa 0,02 ‰ aufgetreten ist, in gewissen *v.* × *m.*-Kreuzungen eine viel höhere Frequenz erreichte. Die höchste Frequenz wurde bisher in F_9 und F_{10} von Kreuzung Nr. 3 beobachtet. Unter 622 Pflanzen der F_9 traten nicht weniger als fünf *Sur*-Individuen, verteilt auf vier Familien mit zusammen 59 Individuen auf. In F_{10} wurden unter 692 Pflanzen sogar 15 *Sur*-Pflanzen, verteilt auf 9 Familien mit zusammen 146 Individuen, angetroffen. In F_9 entspricht dies einer Mutationsfrequenz von 0,80 %, in F_{10} von 2,17 %. Um eine Ausspaltung kann

Fig. 16. Typische *declivis*-Pflanze (nach abwärts gerichtete Blätter) von *Ph. vulgaris*.

es sich nicht gehandelt haben, da *Sur* vollkommen über *sur* dominiert. Diese Feststellung mahnt zu grosser Vorsicht, wenn es sich um die Beurteilung von in solchen Kreuzungen aufgetretenen neuen Typen als Genkombinationen der Elternarten handelt; es könnte sich ab und zu auch um Mutationen handeln.

Die *Blattanomalie uni*, bei der die drei Teilblättchen des *Phaseolus*-Blattes zu einem ganzen vereinigt sind, wird durch die Wirkung des rezessiven Gens *uni* bedingt (LAMPRECHT, 1935 c). Auch diese Mutation ist im *v.* × *m.*-Kreuzungsmaterial viel häufiger aufgetreten als im *vulgaris*-Material. So ist sie in F_9 und F_{10} von Kreuzung Nr. 3 unter 1314 Pflanzen, verteilt auf 11 Familien mit 188 Individuen, 12 Mal

aufgetreten. Dies entspricht in den beiden Generationen zusammen einer Mutationsfrequenz von 0,91 %.

DIE ANGUSTIFOLIA-TYPEN.

Die *angustifolia*-Typen verdienen einen besonderen Abschnitt. Wie die Bezeichnung angibt, handelt es sich um schmalblättrige Formen. Eine solche ist von W. JOHANNSEN (1909) als somatische Mutation beschrieben worden. Ein Zweig einer Bohnenpflanze war ganz abweichend, schmalblättrig. Seine Blättchen hatten die Form der in Fig. 17 oben rechts wiedergegebenen. Solche schmalblättrige »Knospen-

Fig. 17. Die verschiedenen Formen der Blätter von *angustifolia*-Pflanzen, die bisher stets steril gewesen sind. Die beiden Typen rechts unten kommen auch an voll fertilen Pflanzen vor.

mutationen» habe ich an *Ph. vulgaris* mehrmals beobachtet. Es ist mir jedoch, gleichwie JOHANNSEN, nicht gelungen von solchen Zweigen Samen zu erhalten. Sie verblieben stets steril.

Erst in meinen *v.* × *m.*-Kreuzungen sind ganze Pflanzen mit solchen schmalen Blättern aufgetreten. Es gibt wenigstens vier verschiedene Blattformen, die hierher zu rechnen sind. Fig. 17 zeigt sechs Reihen von Blättern mit verschiedenem Längen/Breiten-Index. Die breitesten Blätter kommen auch an gewöhnlichen, voll fertilen Pflanzen vor. Der Habitus der *angustifolia*-Typen variiert i. ü. in den *v.* × *m.*-Kreuzungen wie das andere Pflanzenmaterial. Es gibt Klein- und Grosswüchsigkeit, Pflanzen mit begrenztem, unbegrenztem Stammwachstum usw. So zeigt Fig. 18 links eine kleinwüchsige Pflanze mit

ganz extrem schmalen Blättern und mit unbegrenztem Stammwachstum (schwach ausgeprägt). Fig. 18 rechts eine mittelgrosse, sehr vital aussehende Pflanze mit breiteren Blättern und begrenztem Stammwachs-

Fig. 18. Zwei vollkommen sterile *angustifolia*-Pflanzen. Links extrem schmalblättrig und mit unbegrenztem Stammwachstum (schwach ausgeprägt), rechts mit begrenztem Stammwachstum. — $^1/_{10}$.

tum. Fig. 19 zeigt schliesslich einen Teil einer grossen, etwa 2 m hohen, rankenden Pflanze dieses Typus.

Fig. 19. Teil einer ausgesprochen rankenden, vollkommen sterilen *angustifolia*-Pflanze, ausgespalten in F_4 der *vulg.* × *multifl.*-Kreuzung Nr. 1.

Bisher wurde an *angustifolia*-Pflanzen kein Samenansatz beobachtet. Die *angustifolia*-Pflanzen scheinen vollkommen steril zu sein. Es werden gewöhnlich nur kleine Knospen ausgebildet, die nicht zur Blüte gelangen. Eine Untersuchung dieser zeigte mehrmals eine Miss-

bildung des Gynoeceums, das mehr oder weniger offen sein kann. Die Pollenuntersuchung ergab jedoch 1—3 % gefüllte Körner. In letzter Zeit ist es mir in einzelnen Fällen gelungen durch Bestäubung mit *vulgaris*-Pollen Früchte und Samen zu erhalten. Die aus diesen aufgezogenen Pflanzen waren normal; weiter ist die Untersuchung hiermit noch nicht gelangt.

Es hat kaum eine *v.* × *m.*-Kreuzung gegeben, in der nicht eine oder mehrere *angustifolia*-Pflanzen aufgetreten sind. So wurden z. B. in F_6 von Kreuzung Nr. 3 unter 457 Pflanzen angetroffen: 1 Pflanze mit einem *angustifolia*-Zweig sowie in 6 Familien von zusammen 100 Pflanzen 16 vom *angustifolia*-Typus. Drei dieser Familien zeigten anscheinend monohybride Spaltung nach 36 normal : 11 *angustifolia*. In F_7 derselben Kreuzung wurde gefunden: Unter 563 Pflanzen 5 mit *angustifolia*-Zweigen sowie 17 *angustifolia*-Pflanzen, verteilt auf 11 Familien mit zusammen 141 Individuen. Drei der Familien zeigten anscheinend monohybride Spaltung nach 26 normal : 9 *angustifolia*. In einer Familie, Nr. 9777, war die »Mutationsfrequenz» besonders auffallend, indem sie aus 7 normalen, 3 *angustifolia* und drei mit *angustifolia*-Zweigen bestand. Im ganzen kamen in F_6 und F_7 mit 1020 Individuen 0,32 % *angustifolia*-Pflanzen vor.

Diese sterilen, schmalblättrigen Formen bilden ein Gegenstück zu den bei *Pisum* bekannten schmalblättrigen Komplexmutationen, die von gewissen Verfassern (Bateson and Pellew, 1915; Sverdrup, 1927) als *rogues* (= Vagabunden) bezeichnet worden sind. Die bisher bekannten Fälle bei *Pisum* und andere ähnliche bei *Phaseolus* sind von mir früher in zwei Arbeiten (Lamprecht, 1935 d und 1939 b) behandelt worden. Dort konnte für einige gezeigt werden, dass es sich um eine gleichzeitige Veränderung in mehreren Genen handelt. Aber diese Formen sind doch nicht als wirkliche Komplexmutationen — im Sinne eines gleichzeitigen Mutierens in mehreren Genen — anzusprechen, denn dann müsste es doch ab und zu gelingen in umfangreichen Kreuzungen ein Crossingover zwischen diesen zu erhalten. Und dies ist einstweilen unmöglich gewesen. Die bisher genetisch analysierten Fälle verhielten sich stets so, als ob alle an der Pflanze zu beobachtenden Veränderungen durch Rezessivität in nur einem einzigen Gen bedingt würden. Diese Mutationen sind, wie l. c. hervorgehoben, meiner Ansicht nach auf den Verlust eines Chromosomenstücks zurückzuführen, das gerade jene Gene enthält, die den anscheinend mutierenden Komplex bedingen. Die chromosomale Veränderung, der Wegfall gewisser Loci, ist in solchen Fällen nicht stark genug gewesen, um zu Letalität zu

führen; in anderen können entweder schon die Gameten funktionsunfähig oder die Zygoten entwicklungsunfähig werden.

Wo die Doppeltrezessiven als lebens- aber nicht fortpflanzungsfähige Pflanzen sich entwickeln können, findet dann monohybride Spaltung nach 3 An- : 1 Abwesenheit des betreffenden Chromosomenstücks und damit des anomalen Typus statt. In anderen Fällen werden vielleicht überhaupt keine rezessiven Formen sondern nur im Wegfall heterozygote realisiert. Und auch diese könnten so hart an der Grenze der möglichen Entwicklung stehen, dass sie nur ab und zu, und dann vielleicht abhängig von der übrigen genotypischen Konstitution, auftreten. Es erscheint mir nicht unmöglich, dass gerade eine solche Heterozygotie im Vorhandensein gewisser Loci, sowie auch im Zusammenhang mit Allelenheterozygotie, für das früher mitgeteilte, in den verschiedenen F_2-Generationen anscheinend launenhaft ungleiche Auftreten von Zwergen verantwortlich zu machen ist. Von Seite des *multiflorus*-Elters werden in die Heterozygotie u. a. auch das oder die bedeutungsvollen Allelen (bzw. Gene) für die Selbststerilität eingeführt werden. Hierauf soll bei der Besprechung der Ergebnisse noch zurückgekommen werden.

Für das Auftreten der *angustifolia*-Typen betrachte ich bis auf weiteres einen eine Komplexmutation vortäuschenden Wegfall eines Chromosomenstücks als die am besten den Tatsachen entsprechende Erklärung. Eine weitere Stütze für diese Annahme bildet eine später zu besprechende *v.* × *mg.*-Kreuzung, Nr. 34, die als ganze monohybride Spaltung in einem solchen Typus zeigt.

DER HABITUS.

Unter Habitus versteht man die äussere Erscheinungsform der Pflanze. Bei einer Blütenpflanze wie *Phaseolus* wird er vorzugsweise bedingt durch die Aufeinanderfolge der Stammverzweigungen, das Gestreckt- oder Verkürztsein der Stengelinternodien in den einzelnen Regionen, die Anzahl und Richtung der Verzweigungen, die Gestalten und relativen Grössen der Blätter sowie die Ausbildung der Infloreszenzen. Gestaltung und Grössenverhältnisse von Blätter und Infloreszenzen wurden bereits in zwei früheren Kapiteln behandelt. Hier verbleiben also die Stammverzweigungen und Stengelinternodien zur Besprechung. Die hier über den Habitus gemachten Mitteilungen sind nur als Orientierung über die Möglichkeiten für Neukombinationen in der in Frage stehenden Artkreuzung aufzufassen. Eine genanalytische Behandlung der Habitustypen fällt ausser den Rahmen dieser Arbeit.

In bezug auf die *Richtung der Stammverzweigungen* sind uns bei vielen wilden Pflanzen ausser den gewöhnlichen Formen auch solche

Fig. 20. Stammverzweigungstypen: links normaler *vulgaris*-Typus mit begrenztem Stammwachstum (Linie 1); rechts *pyramidalis*-Typus mit steil nach oben gerichteten Stammverzweigungen (aus Kr. 1, F_{11}). —$^1/_8$.

Fig. 21. Stammverzweigungstypen: links sperriger Typus mit stark nach aussen gerichteten Stammverzweigungen (aus Kr. 4, F_7); rechts *horizontalis*-Typus mit horizontal vom Stamm abgehenden Verzweigungen und nach abwärts gerichteten Blättern (*multigaris*-Linie 44). — $^1/_{10}$.

mit z. B. niederliegendem und pyramidenförmigem Wuchs bekannt. Bei den beiden hier in Frage stehenden *Phaseolus*-Arten scheinen solche Formen bisher gänzlich unbekannt gewesen zu sein. Die Artkreuzung

hat diese Formenbegrenzung gebrochen. Es sind wenigstens drei neue typische Formen aufgetreten, die konstant verblieben. Fig. 20 und 21 zeigen diese drei Formen sowie den gewöhnlichen, bisherigen Typus niedriger Bohnen. Bei diesem, Fig. 20 links, zeigt der Stamm, gleichwie auch bei den anderen zuerst einige kurze, 1—3 cm lange Verzweigungen, worauf von diesen in etwa 45—50° Winkel nach oben längere, etwa 8—12 cm lange Verzweigungen folgen. Eine abermalige Verzweigung

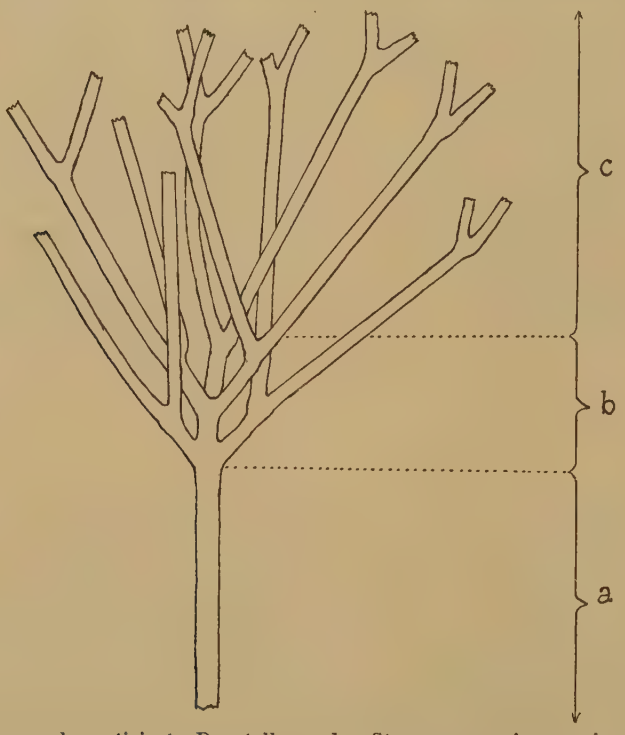

Fig. 22. Etwas schematisierte Darstellung der Stammverzweigung einer *Phaseolus*-Pflanze mit begrenztem Stammwachstum. *a* = Stamm, *b* = Kurzverzweigungen, *c* = Langverzweigungen des Stammes.

dieser Stengel findet nur ausnahmsweise statt. Doch gibt es *vulgaris*-Formen bei denen dies in der Regel der Fall ist; solche Pflanzen haben also die langen Verzweigungen dann in zwei Stockwerken. In etwas schematisierter Form zeigt Fig. 22 diese Art der Verzweigung, charakteristisch für die *nanus*-Form von *Ph. vulgaris*. Die Kurzverzweigungen, wie ich sie nennen will, bilden in dieser den Abschnitt b, die Langverzweigungen den Abschnitt c.

Fig. 20 rechts zeigt eine Pflanze, ausgespalten in der *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 1. Die Langverzweigungen dieser Pflanze bilden in der

Regel zwei, zuweilen sogar drei Stockwerke und gehen von den Kurzverzweigungen an ganz steil nach aufwärts. Es entsteht so ein *pyramidalis*-Typus. Ausserdem ist für diese Pflanze sehr reiche Stammverzweigung kennzeichnend. Die Entstehung dieses Typus führe ich, da er schon in den niedrigeren Generationen mehrerer Kreuzungen und in verschiedenen Familien aufgetreten ist, auf Neukombination von Genen der beiden Elternarten zurück.

Die Pflanze in Fig. 21 links zeigt den *prostrata*-Typus. Wie ersichtlich ist dieser dadurch gekennzeichnet, dass die Verzweigungen des Stammes von diesem in einem Winkel von etwa 30° seitlich nach aussen abgehen. Die Langverzweigungen bilden 1—2 Stockwerke. Auch der *prostrata*-Typus hat bereits in den niedrigeren Generationen mehrerer Kreuzungen ausgespalten, weshalb er gleichwie der *pyramidalis*-Typus auf Neukombination von Genen zurückzuführen sein dürfte.

Ganz ungewöhnlich erscheint schliesslich die in Fig. 21 rechts abgebildete Pflanze. Bei dieser gehen die Verzweigungen vom Stamm in vollkommen horizontaler Richtung ab. Sie hat überdies noch nach abwärts gerichtete Blätter (das dominante Gen *Sur*). Solche Pflanzen liegen gleich einem Pfannkuchen ganz platt am Boden. Dieser *horizontalis*-Typus, wie ich ihn nennen will, muss beim Reifen der Hülsen vom Boden gehoben und gestützt werden, um ein Faulen der am feuchten Boden liegenden Hülsen zu verhindern. — Erstmalig ist dieser Typus in F_9 von Kreuzung Nr. 3 und F_5 von Kreuzung Nr. 4 im Jahre 1938 aufgetreten. In Kreuzung Nr. 5 eine einzelne Pflanze, in Nr. 3 zwei ganze Familien mit 11 bzw. 12 Pflanzen. 1939 wurde dann noch eine Pflanze in F_4 von Kr. 23 und F_3 von Kr. 40 aufgefunden. Alle diese Pflanzen waren partiell steril. Aus der in Kr. 4 aufgefundenen Pflanze sind nun voll fertile und konstante Nachkommen erhalten worden. In F_{10} von Kr. 3 spaltete eine Familie nach 13 *horizontalis* : 5 normal. Wahrscheinlich handelt es sich beim *horizontalis*-Typus um eine Dominantmutation in einem Gen, das ich mit dem Symbol *hor* belegen will. Wegen des mit der partiellen Sterilität verbundenen Ausfalls an Pflanzen will ich die Mutationsrichtung rezessiv → dominant noch nicht als sicher betrachten.

Starken Einfluss auf den Habitus der Pflanzen hat auch die *Anzahl der Stammverzweigungen*. Die Beurteilung dieser erfolgte so, dass die Anzahl von Stammverzweigungen für das Verzweigungsstockwerk vermerkt wurde, in dem diese das Maximum erreichte. Gewöhnlich war dies im zweiten Stockwerk der Fall. Es wurden hierbei Zahlen von

4 bis 40 verzeichnet, also eine sehr grosse Variation in der Verzweigungszahl anzeigend. Fig. 23 links zeigt eine Pflanze mit der geringen Anzahl von fünf Stammverzweigungen, Fig. 23 rechts eine Pflanze mit wenigstens 30 solchen. In der Frequenz der Stammverzweigungen hat schon von F_2 an starke Aufspaltung stattgefunden. Die verschiedenen Grade dieser dürften daher sicher als durch Neukombinationen von Genen bedingt aufzufassen sein. Mit Hinblick auf

Fig. 23. Habitustypen. Links Pflanze mit sehr wenig verzweigtem Stamm aus F_{10} von *v.* × *m.*-Kr. 3; rechts reich verzweigte Pflanze (*fruticosa*-Typus) aus F_{11} derselben Kreuzung. — $^1/_8$.

den Reichtum dürften wenigstens drei Genpaare in Frage kommen. Heterozygotie scheint intermediäre Formen zu bedingen. In niedrigeren Generationen waren die Formen mit mittlerer Verzweigungsfrequenz in der Mehrzahl.

Die Länge der Stamminternodien und die Anzahl Stockwerke. — Die grossen Unterschiede zwischen lichtem und mehr oder weniger kompaktem Wuchs werden ausser durch die Anzahl von Stammverzweigungen in hohem Grade auch durch die Länge der Stamminternodien und in geringerem durch die Anzahl Stockwerke beeinflusst. Die Länge der Stamminternodien variierte von 4 bis 30 cm. Es gab aber auch Familien mit noch kürzeren Internodien; solchenfalls, d. h. bei einer Länge von nur 1—3 cm, wurden sie jedoch als Kurzver-

zweigungen aufgefasst und mit 0 vermerkt. Die Anzahl der Stockwerke, die sich also nur auf die Langverzweigungen beziehen, schwankte

Fig. 24. Habitustypen. Zwei Pflanzen vom kompakten, sog. Polstertypus. Die linke mit kurzen Stamminternodien; die rechte mit etwas längeren Stamminternodien; beide aus F_7 von *v.* × *m.*-Kr. 4. — $^1/_8$.

Fig. 25. Habitustypen. Zwei Pflanzen vom sog. Reisertypus; unbegrenztes Stammwachstum, mittellange bis kurze Stamminternodien; links grossblütig und grossblättrig, rechts kleinblütig und kleinblättrig, stark verzweigt. Beide aus *v.* × *m.*-Kreuzung 3, F_9 bzw. F_{11}. — $^1/_{12}$.

von 0 bis 5. Fig. 24 links zeigt eine Pflanze mit Stamminternodien von nur 4—5 cm Länge sowie mittlerer Anzahl Verzweigungen in nur

einem Stockwerk. Wie ersichtlich ergibt diese Kombination einen ausgeprägten Polstertypus, wie er bei vielen wilden Pflanzen bekannt ist. Die Pflanze in Fig. 24 rechts unterscheidet sich von dieser hauptsäch-

Fig. 26. Habitustypen von *multigaris*-Pflanzen aus F_9 von *vulg.* × *multifl.*-Kreuzung Nr. 3. Obere Pflanzen grobstammig, wenig verzweigt, grossblütig und mit schildförmigen, grossen Blättern. Untere reicher verzweigt, kleinblütig, Blätter schalenförmig-gerollt. Beide partiell steril. — 1/8.

lich nur in längeren Stamminternodien, ist aber auch noch als Polstertypus anzusprechen. Auch in den hier besprochenen Eigenschaften wurde Spaltung schon in den niedrigeren Generationen und Heterozygotie für intermediäre Formen festgestellt, weshalb für diese das oben für die Stammverzweigungen Gesagte gilt. Für die Unterschiede

in der Internodiumlänge dürften wenigstens drei, für die Anzahl von Stockwerken wenigstens zwei Genpaare verantwortlich sein.

Es dürfte leicht einzusehen sein, dass die Kombination der verschiedenen, in den vorstehenden Kapiteln beschriebenen Eigenschaften eine enorme Zahl von Habitustypen möglich erscheinen lässt. Eine Aufzählung und Beschreibung schon der bisher in meinem Kreuzungsmaterial realisierten Typen würde den Umfang dieser Arbeit wahrscheinlich überschreiten. Um nur einigermassen eine Auffassung von den verschiedenen Habitustypen zu erhalten, seien hier noch die beiden Figuren 25 und 26 veröffentlicht, die für *Phaseolus* bisher ganz fremde Typen zeigen. Alle stammen aus der hinsichtlich Habitus sehr variablen Kreuzung Nr. 3.

Die Pflanzen in Fig. 25 links haben unbegrenztes Stammwachstum, mittellange bis kurze Stamminternodien (sog. Reiserbohnen) sowie für solche Typen ziemlich reichliche Verzweigung. Die Stammverzweigungen sind stark nach oben gerichtet, die Blätter sind gross. Die Pflanze in Fig. 25 rechts zeigt das Bild einer Stangenbohne in Miniatur, aber mit verhältnismässig reicher Stammverzweigung. Ganz anomal erscheinen die Pflanzen in Fig. 26. Die beiden unteren haben grobe, kurze und ziemlich zahlreiche Stammverzweigungen, weshalb sie einen kompakten Eindruck machen. Ihre Blätter sind schalenförmig oder besser gerollt und erinnern diesbezüglich stark an die Rollung von Tomaten- bzw. blattrollkranken Kartoffelblättern. Die zwei oberen Pflanzen sind sehr grobstämmig, wenig verzweigt, mit grossen und etwas schildförmigen Blättern sowie grossen Blüten. Von beiden Typen in Fig. 26 wurden mehrere einheitliche Familien erhalten. — Alle in den Fig. 23—26 abgebildeten Pflanzen sind als aus *Ph. v.* × *m.*-Kreuzungen erhaltene Genneukombinationen, demnach als *multigaris*-Typen anzusprechen.

DIE ZWERGE.

Von Zwergen sind bisher nur die in den F_1-Generationen von *v.* × *m.*-Kreuzungen ausgespaltenen sog. hohen Zwerge erwähnt worden. Diese hatten, wie Fig. 2 zeigt, unbegrenztes Stammwachstum, waren 20—50 cm hoch und sehr kleinblättrig sowie zeigten stets eine etwas gelblich graugrüne, kränkliche Farbe. Die in F_1 auch aufgetretenen intermediären Typen (s. Fig. 6) mit ziemlich kleinen, dunkelgrünen und dicken Blättern könnten möglicherweise auch als eine Art Zwerge aufgefasst werden.

In den F_2- und höheren Generationen haben dann Zwerge und

Halbzwerge von sehr verschiedenem Habitus ausgespalten. Eine scharfe Grenze zwischen Zwergen, Halbzwergen und normalen Pflanzen kann hierbei nicht gezogen werden. Eine gut abgegrenzte Gruppe bilden nur die Zwerge mit der vorhin erwähnten, kränklichen Blattfarbe. Solche sind in den höheren Generationen in verschiedener Form erschienen. Die Mehrzahl derselben zeigte hier begrenztes Stammwachstum. Derartige Zwerge sind auch in den F_1-Generationen der später zu besprechenden *multigaris* × *vulgaris*-Kreuzungen erschienen. Fig. 30 zeigt von links nach rechts drei solche Zwerge und einen ganz extrem kleinblättrigen Typus. Dieser hat unbegrenztes Stammwachstum, er-

Fig. 27. Links Pflanze ohne Langverzweigungen des Stammes und mit extrem kurzen Blattstielen aus F_7 von *v.* × *m.*-Kr. 13; rechts Pflanze mit sehr kurzen Stamminternodien, kompakter Typus aus F_{11} von *v.* × *m.*-Kr. 3. — $^1/_8$.

reicht aber trotz seiner etwa 20 Stamminternodien nur eine Höhe von etwa 15 cm. Auch mehrere verschiedene Formen zwischen diesen und den hohen Zwergen sind aufgetreten. Die Gestaltung solcher Zwerge wird in ihren Einzelheiten offenbar gleichwie die normaler Pflanzen auch von der übrigen genotypischen Konstitution bedingt.

Die zweite, weitaus grössere Gruppe von Zwergen und Halbzwergen, mit allen Übergängen zwischen diesen, hat normal grüne Farbe. In dieser sehr formenreichen Gruppe scheint es alle Übergänge von gänzlicher Sterilität bis zu voller Fertilität zu geben. In dieser Gruppe gibt die Bezeichnung Zwerge bzw. Halbzwerge demnach nur eine gewisse geringe Grösse der Pflanzen an. Fig. 27 und 28 zeigen fünf sehr verschiedene Zwergtypen.

Die Pflanze in Fig. 27 links hat nur Kurzverzweigungen des Stam-

mes und überdies extrem kurze Blattstiele. Letztere scheinen direkt zu fehlen. Dieser Typus wurde in ganzen Familien erhalten. Er war bisher partiell steril. Die Pflanze rechts in Fig. 27 zeigt einen Durchmesser von etwa 14—15 cm und hat ausgesprochenen Polstertypus. Sie hat nur kurze Stamminternodien und der Stamm ist ziemlich reich verzweigt. Dieser Typus ist praktisch genommen fertil und wurde in einheitlichen Familien erhalten.

Die Pflanze links in Fig. 28 hat sehr kleine, etwa 2 cm lange Blätter. Der Stamm und die wenigen Stammverzweigungen stehen steif aufrecht, sodass der Habitus an ein kleines Bäumchen erinnert.

Fig. 28. Verschiedene Zwerge. Links teilweise fertiler, i. ü. extremer Zwerg aus *v.* × *m.*-Kr. 3, F_{11}; in der Mitte vollkommen steriler Halbzwerg, schmalblättrig, aus F_{11} von *v.* × *m.*-Kr. 1; rechts vollkommen steriler Zwerg mit verzweigter Blütenstellung aus F_4 von *v.* × *m.*-Kr. 44. — $^1/_8$.

Die Pflanze ist partiell steril. Die Pflanze rechts macht einen für *Phaseolus* wenigstens ebenso fremden Eindruck. Ihre Blütenstände sind wiederholt verzweigt, aber sie entwickeln nur ganz sterile Knospen. Die mittlere Pflanze, die als Halbzwerg angesprochen werden kann, zeigt etwa zwölf Stammverzweigungen in einem Stockwerk, langgestielte Blätter mit für die übrige Grösse der Pflanze kleinen Blättchen. Sie verblieb ganz steril.

Die angeführten Beispiele mögen genügen um von der reichen Gestaltung auch der Zwerge eine Vorstellung zu bekommen.

Die Häufigkeit des Auftretens von Zwergen und Halbzwergen entspricht ungefähr der von *angustifolia*-Typen. So wurden z. B. in F_6 von Kreuzung Nr. 3 unter 457 Pflanzen 7 Zwerge und 9 Halbzwerge

angetroffen; in F_7 derselben Kreuzung, bestehend aus 563 Pflanzen, 11 Zwerge und 15 Halbzwerge. Ausgedrückt in Prozent erreicht die Frequenz in F_6 und F_7 zusammen für die Zwerge 1,75 %, für die Halbzwerge 2,35 %. In F_2 von Kreuzung Nr. 9 gab es unter 386 Pflanzen 11 Zwerge und 5 Halbzwerge. Alle 11 Zwerge zeigten die kränkliche Blattfarbe, 9 von ihnen hatten begrenztes, 2 unbegrenztes Stammwachstum. Hier gab es also 2,86 % Zwerge und 1,33 % Halbzwerge. Die Frequenz der Zwerge in höheren Generationen wird natürlich stark von der Auswahl von Pflanzen in der vorherigen Generation abhängen. Der oben angedeutete grosse Reichtum an verschiedenen Typen von Zwergen konnte erst in höheren Generationen erhalten werden.

Von besonderem Interesse ist es zu erfahren, ob auch in solchen Kreuzungen, bei denen die F_1-Generationen nur aus Riesen, *multiflorus*- bzw. intermediären Typen bestanden, Zwerge von dem für F_1 charakteristischen Typus in F_2 ausspalten können. Dass Zwerge in F_2 solcher Kreuzungen ausspalten, ist schon aus dem Kapitel »Allgemeine Charakteristik der Kreuzungen» hervorgegangen. In den F_2-Generationen der Kreuzungen Nr. 11, 40, 45 und 53 mit zusammen 542 Pflanzen spalteten 24 Zwerge und 11 Halbzwerge aus (in bezug auf ihre Verteilung auf die einzelnen Kreuzungen vgl. im genannten Kapitel). Und von diesen 24 Zwergen zeigte mehr als die Hälfte, nämlich 17, die für die F_1-Zwerge charakteristische kränkliche Farbe.

Diese Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen, teils dass in Analogie mit den Erscheinungen in F_1 Zwerge mit chlorophylldefekter Farbe durch die Vereinigung von gewissen *vulgaris*- mit *multiflorus*-Genen auftreten, teils dass Zwerge verschiedener Gestaltung durch Genotypen bedingt werden, die ihre Entstehung der Paarung von Chromatiden in F_2 und höheren Generationen verdanken. Die Gestaltung der letzteren Zwerge wird in hohem Grade von der übrigen Konstitution der Genotypen abhängen.

Hervorgehoben soll in diesem Zusammenhang schliesslich werden, dass es bisher nicht möglich gewesen ist, aus *v.* × *m.*-Kreuzungen eine Linie auszulesen, die konstant Zwerge des F_1-Typus monohybrid ausspaltet. Dies scheint mir dafür zu sprechen, dass es sich um die Wirkung von Allelen, ähnlich jenen für Selbststerilität handelt.

DIE EIGENSCHAFTEN DER SAMEN.

Die Grösse der Samen in F_1 ist, wie schon früher erwähnt, stets intermediär gewesen. In F_2 und den höheren Generationen trat eine komplizierte Spaltung in dieser Eigenschaft auf. Erwähnt sei in diesem

Zusammenhang nur, dass es bisher nicht gelungen ist, Samen von gleicher, geschweige denn erheblicherer Grösse als für den *multiflorus*-Elter charakteristisch ist, zu erhalten.

Zu Beginn dieser Arbeit ist erwähnt worden, dass die von früheren Verfassern in *Ph. v.* × *m.*-Kreuzungen versuchte Genanalyse von Testafarben infolge bedeutender Sterilität und Kompliziertheit zu keinen klaren Resultaten geführt hat. Eine in meinen Kreuzungen gemachte Beobachtung dürfte verdienen, hier kurz angeführt zu werden. Die gefärbten Samen mehrerer Sorten von *Ph. multiflorus* zeigen die in Fig. 29 wiedergegebene Zeichnung vom *circumdatus*-Typus. Bei Kreuzung dieses Typus mit *vulgaris*-Linien, bei denen zufolge Dominanz in R_{st} oder R_{ma} (Allelen der *R*- oder Rot-Serie; vgl. LAMPRECHT, 1940 a) die ganze Testa gestreift oder marmoriert ist, zeigte die Farbe der auf F_1 erhaltenen Samen nicht mehr die *circumdatus*-Ausbreitung sondern war nun der Wirkung von R_{st} bzw. R_{ma} entsprechend gleichmässig über die ganze Testa verbreitet, gestreift bzw. marmoriert. Die durch die beiden genannten Allelen bedingte Zeichnung dominiert demnach über die *circumdatus*-Zeichnung. Bei Kreuzung des *circumdatus*-Typus mit *vulgaris*-Linien in anderen Farben wurden auf der F_1 dagegen Samen erhalten, die wiederum die *circumdatus*-Zeichnung, wenngleich nun in neuen Farben zeigten.

Fig. 29. Ein Same der Linie 26, Rotblütige *Ph. multiflorus*. Die dunklere Farbe ist um das Hilum konzentriert.

Diese Beobachtungen führen den Gedanken darauf, dass der *circumdatus*-Typus von *Ph. multiflorus* vielleicht durch ein weiteres Allel der *R*-Serie von *Ph. vulgaris* bedingt wird, das bei letzterer Art nicht mehr vorhanden ist. Wahrscheinlich gemacht wird diese Annahme des weiteren dadurch, dass die Farben der *circumdatus*-Zeichnung auf nun vorhandenen, konstanten *multigaris*-Linien für die Anwesenheit eines Allels der *R*-Serie sprechen. Im Gang befindliche Kreuzungen mit solchen Linien werden hierauf die Antwort geben.

ZUSAMMENFASSUNG DER SPALTUNGSERGEBNISSE IN PHASEOLUS VULGARIS × MULTIFLORUS-KREUZUNGEN.

Die Spaltungserscheinungen sollen in ihrer Gesamtheit ein Bild vom Unterschied im Genom der beiden Elternarten geben können unter

der Voraussetzung, dass nicht in F_1 Elimination wesentlicher Teile von Gameten und F_2-Zygoten erfolgt. Und diese Voraussetzung ist im vorliegenden Fall nicht erfüllt. F_1 zeigt sehr hohe Gametensterilität und wahrscheinlich kam auch nur ein kleinerer Teil der Zygoten zur Entwicklung. Einen Beleg hierfür gab auch die allgemeine Charakteristik der F_2-Generationen, die erhebliche Sterilität, Nichtentwicklungsfähigkeit von Samen und hochprozentigen bis fast vollständigen Ausfall an Genotypen mit *multiflorus*-Eigenschaften feststellte.

Diese wesentliche Einschränkung des Bildes dürfte jedoch zum Teil dadurch wettgemacht werden, dass die Kreuzungen in grossem Umfang in höheren Generationen studiert worden sind, wobei wohl mit dem Wiedererscheinen gewisser früher bereits verloren gegangener Typen, nun in lebensfähigen Kombinationen, gerechnet werden kann. Das hartnäckige Fortsetzen mit dem Material in höheren Generationen hat auch tatsächlich dazu geführt, dass in diesen zahlreiche Kombinationen von *vulgaris*- mit *multiflorus*-Eigenschaften erhalten werden konnten. Nicht unwesentlich hierzu beigetragen dürfte eine Veränderung des Plasmons haben. Deutlich spricht hierfür, dass die Verwirklichung von *v.* × *m.*-Eigenschaftskombinationen auf umso grössere Hindernisse stiess, je mehr *multiflorus*-Gene eingeführt werden sollten. Hierfür schien auch eine umso grössere Veränderung des Plasmons erforderlich zu sein. Es erscheint daher wohl denkbar, dass der grosse Prozent degenerierter Gameten der F_1-Pflanzen auf die Unverträglichkeit zahlreicher neuer Genkombinationen mit dem vorhandenen Plasma zurückzuführen ist. Früher, bei Besprechung der F_1-Ergebnisse, wurden solche Genkombinationen von mir als nicht lebensfähig bezeichnet. Diese Lebensfähigkeit wäre demnach stark vom Plasmon abhängig.

Ein geringer Teil solcher Kombinationen von *v.*- und *m.*-Eigenschaften ist auch schon in niedrigeren Generationen aufgetreten, hat aber dann im Zusammenhang mit hoher Sterilität und schlechter Vitalität keine Nachkommen gegeben. Heute verfüge ich bereits über mehr als Hundert fertile und vitale Linien, die verschiedene Kombinationen der taxonomischen Unterschiede der beiden Eltern repräsentieren. Einige wenige von diesen wurden im Abschnitt »Kreuzungsmaterial» kurz beschrieben. Für solche wurde die Bezeichnung *Ph. multigaris* benutzt.

Mit Hinblick auf die Unterschiede im Genom der beiden Arten *Ph. vulgaris* und *multiflorus* sowie die auftretenden Sterilitätsschwellen, soll das Material an fertilen Linien aus der hier in Frage stehenden Artkreuzung wie folgt eingeteilt und benannt werden. Die Unterschiede

im Genom werden hier als substantielle Gen- und nicht blosse Allelenunterschiede aufgefasst.

	Ph. vulgaris; taxonomisch mit der Elternart übereinstimmend und gibt bei Kreuzung mit dieser nur voll fertile Nachkommen.
	Ph. neovulgaris; taxonomisch mit *Ph. vulgaris* übereinstimmend, gibt aber bei Kreuzung mit dieser Art ± sterile Nachkommen.
Ph. vulgaris × *multiflorus*	*Ph. multigaris*; vereinigt taxonomische Unterschiede von *Ph. vulgaris* und *multiflorus*.
	Ph. neomultiflorus; taxonomisch mit *Ph. multiflorus* übereinstimmend, gibt aber bei Kreuzung mit dieser Art ± sterile Nachkommen.
	Ph. multiflorus; taxonomisch mit der Elternart übereinstimmend und gibt bei Kreuzung mit dieser nur voll fertile Nachkommen.

Als nächste und wichtigste Unterteilung für jede dieser Formengruppen soll die in Selbst- und Fremdbefruchter herangezogen werden.

Es folgt nun eine Übersicht über die gefundenen bzw. wahrscheinlich gemachten Genunterschiede zwischen den beiden Elternarten.

Für die *Keimblattstellung* wurde die Wirkung von zwei Genen, *Hyp* und *Epi*, sicher festgestellt. Heterozygote Formen zeigen intermediäre Stellungen.

Die *Narbe* ist in den Kreuzungen in folgenden fünf verschiedenen Formen aufgetreten: *vulgaris*, *pilleus*, *introrsus*, *transversus* und *multiflorus*. Vier von diesen, ausser *pilleus*, konnten konstant erhalten werden. Der Spaltung liegen die beiden Gene *Ext* und *Int* zugrunde.

Die *Blütenfarbe* zeigte komplizierte Spaltung. Drei Rotserien konnten konstant erhalten werden: Salmonrot-Salmonrosa-Blass Salmonrosa, Hell Amarantrot-Hell Amarantrosa-Blass Amarantrosa sowie Scharlachrot-Begoniarot-Begoniarosa. Das Gen *Sal* liegt der ersten, das Gen *Am* der zweiten, beide zusammen der dritten zugrunde. Von einer Genbezeichnung der einzelnen Glieder jeder Serie wurde abgesehen, da es sich um multiple Allelen handeln könnte. Die Zweifarbigkeit mit dunklerer Fahne und helleren Flügeln wird durch ein Gen *bic* bedingt. Ein weiteres Gen ist verantwortlich für die umgekehrte Zweifarbigkeit mit hellerer Fahne. Schliesslich muss für die gelben Blütenfarben noch ein fünftes Gen wirksam sein. Da *Ph. vulgaris* die drei

in *multiflorus* fehlenden Gene *V*, *Aeq* und *Lin* besitzt, besteht hinsichtlich Blütenfarbe zwischen den beiden Arten ein Unterschied in acht Genen. Im Zusammenhang hiermit ist die Kombinationsmöglichkeit eine sehr grosse. Heterozygote Formen zeigen intermediäre Farben, jedoch mit Annäherung an die dunklere Farbe.

Für den *Bau der Infloreszenz* wurde die Wirkung von wenigstens zwei Genen für Infloreszenzrichtung, zwei für Internodienlänge und zwei für Internodienanzahl festgestellt. Heterozygote Typen zeigen intermediäre Formen. Die beiden bei *Ph. vulgaris* gefundenen Gene *Ram* und *Iter* für Verzweigung der Infloreszenz waren bei *multiflorus* bisher unbekannt. Für den Artunterschied können hier also acht Gene in Betracht kommen.

Die neu aufgetretenen Blattformen, die Transgression in Blattgrösse und Behaarung lassen auf einen Unterschied in wenigstens vier Genpaaren schliessen.

Die in den meisten Kreuzungen ausgespaltenen *angustifolia*-Typen werden mit den Komplexmutationen, den »rogues», von *Pisum* verglichen und durch den Wegfall eines Chromosomenstücks erklärt. In gewissen Fällen wurde monohybride Ausspaltung dieser Typen, demnach Spaltung nach 3 An- : 1 Abwesenheit des betreffenden Chromosomenstücks beobachtet.

Der *Habitus* zeigt ausserordentlich reiche Variation. Hinsichtlich Richtung der Stammverzweigungen wurden ausser dem Normaltypus, *pyramidalis*-, *prostrata*- und *horizontalis*-Formen gefunden. Für diese Unterschiede sind sicher zwei Gene verantwortlich. Den Unterschieden in Internodienlänge liegen wenigstens drei, den in der Anzahl von Stockwerken wenigstens zwei Genpaare zugrunde. Berücksichtigt man die in höheren Generationen erhaltenen fertilen Zwerge, so kommen noch wenigstens zwei weitere Gene hinzu. Die Summe von nur neun Genen als Grundlage für die ausserordentliche Mannigfaltigkeit des Habitus ist trotzdem wahrscheinlich zu gering.

Die Samengrösse zeigt auch in dem zwischen *vulgaris* und *multiflorus* liegenden Gebiet eine reiche Variation; diesen Unterschieden dürften wenigstens zwei Gene zugrunde liegen. Hinsichtlich Samenfarbe ist noch kein sicherer Unterschied festgestellt worden. Eine Ausnahme bildet der sog. *circumdatus*-Typus, der aber, wie früher gezeigt, vielleicht ein Allel der *R*-Serie von *vulgaris* repräsentiert.

Die Anzahl der vorstehend mitgeteilten Genunterschiede zwischen den beiden Arten, 35, ist als eine auf Grund der beobachteten Spaltungen erhaltene Mindestzahl aufzufassen. In Wirklichkeit dürfte der

Genunterschied viel höher sein und wenigstens das Drei- bis Vierfache erreichen. Hierfür sprechen auch eine ganze Reihe von in dieser Arbeit nicht berücksichtigten Spaltungserscheinungen in physiologischen Eigenschaften, wie Resistenz gegen Kälte, gegen Krankheiten usw., von denen mehrere starke Transgression zeigten.

Besonders hervorgehoben zu werden verdient vielleicht noch, dass praktisch genommen alle studierten Eigenschaften mehr oder weniger ausgesprochen intermediäre Vererbung zeigten. Volle Dominanz wurde nur beobachtet bei Eigenschaften, für die ein solches Verhalten schon innerhalb einer der Elternarten bekannt gewesen ist, wie z. B. grüne-gelbe Hülsenfarbe, unbegrenztes-begrenztes Stammwachstum usw.

DIE KREUZUNGEN ZWISCHEN MULTIGARIS- UND VULGARIS- BZW. MULTIFLORUS-LINIEN.

Zu den unten zu besprechenden Kreuzungen gehören solche der Kombination *vulg.* × *multig.*, *multig.* × *multig.* sowie *multig.* × *multifl.* Einen Überblick über die Elternkombinationen, Bestäubungsverhältnisse und Umfang der Untersuchung der einzelnen Kreuzungen brachte Tab. 1. Für ein paar dort nicht aufgenommene Kreuzungen folgen unten die Angaben. Die meisten benutzten Elternlinien sind im Kapitel »Kreuzungseltern» beschrieben, auf das hier verwiesen sei. Für eine *vulgaris*- und vier *multigaris*-Linien folgt hier die Beschreibung.

Die *vulgaris*-Linie 147 ist eine Schwesterlinie zu der früher beschriebenen L. 214; mit dieser übereinstimmend, nur etwas früher.

Multigaris-Linie 5. Aus F_7 der *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 1. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Laeliafarbig: $P\, v_{lae}$. Testafarbe: Claret Braun/Rötlich Rohseiden. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Keimblattstellung und Narbe *vulgaris*. Nur die Testafarbe kann von *multiflorus* stammen, gehört vielleicht zu *neovulgaris*.

Multigaris-Linie 8. Aus F_7 der *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 1. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Salmonrosa. Testafarbe: Claret Braun. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Keimblattstellung und Narbe *vulgaris*.

Multigaris-Linie 11. Aus F_7 der *v.* × *m.*-Kreuzung Nr. 1. Begrenztes Stammwachstum. Blüten Laeliafarbig: $P\, v_{lae}$. Testafarbe: Dunkel Warm Sepia/Sepia/Rohseiden. Hülsen grün, fädig, mit Membran. Keimblattstellung und Narbe *vulgaris*. Testafarbe vielleicht mit Gen von *multiflorus*, i. ü. *vulgaris*.

Multigaris-Linie 40. Unbekannter Herkunft. Halbhoch, aber mit unbegrenztem Stammwachstum. Blüten Scharlachrot. Testafarbe:

TABELLE 5. *Die Sterilität in F_1 von vulgaris × multigaris- und multigaris × multigaris- bzw. multiflorus-Kreuzungen.*

Kreuzungstypus	Nr.	Jahr	Gezählte Pollenkörner sämtliche	leere	Prozent taube Pollen	Samen pro Pflanze
v. × *mg.*	18	1936 1937 1938 1939	Sämtliche Pflanzen, zusammen 82, waren letal. Sie entwickelten sich 5 Wochen lang normal, worauf sie plötzlich eingingen.			0
v. × *mg.*	19		Nur 78 schwächl. Halbzwerge:			
		1936	800	603	75,3	
		1937	221	139	63,0	
		Sa.	1021	742	72,6	0
v. × *mg.*	20	1936	2356	1952	82,9	
		1937	2834	2460	86,9	
		1938	4913	4027	81,9	
		1939	2049	1612	78,6	
		Sa.	12152	10051	82,7	5,1
v. × *mg.*	21	1936	1318	1110	84,2	13,2
v. × *mg.*	22	1936	8284	7341	88,7	
		1938	2755	2247	81,7	
		Sa.	11039	9588	86,8	15,0
v. × *mg.*	23	1936	8913	7729	86,7	
		1937	1498	1105	73,9	
		1938	5751	4525	78,6	
		1939	1653	1299	78,5	
		Sa.	17815	14658	82,3	7,8
v. × *mg.*	32	1938	4855	3479	71,5	16,3
v. × *mg.*	34	1937	2991	2612	87,3	
		1938	3150	2434	77,2	
		Sa.	6141	5046	82,2	27,6
v. × *mg.*	36	1937	ca. 5000	0	0	47,3
v. × *mg.*	37	1937	6235	1303	20,9	
		1938	2685	405	15,1	
		1939	1244	108	8,7	
		Sa.	10164	1816	17,9	7,4

Kreuzungstypus	Nr.	Jahr	Gezählte Pollenkörner sämtliche	leere	Prozent taube Pollen	Samen pro Pflanze
v. × *mg.*	41	1937	1479	1194	80,9	
		1938	4371	3090	70,7	
		1939	1842	1465	79,5	
		Sa.	7692	5749	74,8	10,2
v. × *mg.*	42	1937	1273	873	68,5	
		1938	4249	3174	74,8	
		1939	1932	1491	77,2	
		Sa.	7454	5538	74,2	8,9
v. × *mg.*	43	1937	3702	2981	80,5	
		1938	4579	3715	81,0	
		1939	1807	1442	79,8	
		Sa.	10088	8138	80,7	5,6
v. × *mg.*	46	1937 1938 1939	Sämtliche erhaltenen Pflanzen (48) waren niedrige, ganz sterile Zwerge (s. Fig. 30 links). Pollenanalyse:			
		Sa.	3650	3339	91,5	0
mg. × *mg.*	48	1937 1938 1939	Alle Pflanzen (42) waren hohe, ganz sterile Zwerge (s. Fig. 2). Es wurden nur einzelne kleine Knospen ausgebildet. Pollenanalyse:			
		Sa.	188	137	47,6	0
mg. × *mg.*	49	1937 1939	Es wurden nur Zwerge (27) mit unbegrenztem Stammwachstum erhalten. Einzelne kleine Knospen gaben:			
		Sa.	825	689	83,5	0
mg. × *mg.*	50	1937	1342	1188	88,6	
		1938	4874	3796	77,9	
		Sa.	6216	4984	80,0	22,8
mg. × *m.*	51	1937	2081	1684	81,0	38,9
v. × *mg.*	62	1939	1127	183	16,2	71,2
v. × *mg.*	63	1938	1378	681	49,4	20,9

Kreuzungstypus	Nr.	Jahr	Gezählte Pollenkörner sämtliche	leere	Prozent tauber Pollen	Samen pro Pflanze
v. × *mg.*	64	1938	329	185	56,3	59,1
v. × *mg.*	65	1939	595	237	39,9	12,1
v. × *mg.*	66	1939	861	148	17,2	105,8
v. × *mg.*	72	1938	ca. 5000	einzelne	0	53,0

Schwarz gestreift auf Turmalinfarben, keine *circumdatus*-Verbreitung der Farbe. Keimblattstellung, Narbe und Hülse wie *multiflorus*. Möglicherweise *neomultiflorus* oder eine Mutation von *multiflorus*.

In bezug auf die benutzten Ausdrücke zur Charakteristik von F_1-

Fig. 30. Zwerge, ausgespalten in F_1 von *Ph. vulgaris* × *multigaris*. Die drei Zwerge von links haben begrenztes Stammwachstum, der rechte unbegrenztes. Höhe der Pflanzen über dem Boden 10—16 cm.

Pflanzen und Pflanzenteilen wird auf das Kapitel über die F_1-Generationen von *v.* × *m.* verwiesen.

Eine Übersicht über die Fertilitätsverhältnisse in den hier in Frage kommenden Kreuzungen zeigt Tab. 5. Die Besprechung der Kreuzungen erfolgt unten nicht in Nummerfolge sondern zur besseren Übersicht über die Ergebnisse gruppiert nach den als Eltern benutzten *multigaris*-Linien. Da ausser den Beobachtungen an F_1 nur für eine Kreuzung, Nr. 34, F_2-Ergebnisse erwähnt werden, geschieht dies in keinem besonderen Kapitel sondern einfach im Anschluss an F_1 dieser Kreuzung.

Kreuzung Nr. 36 ist ausgeführt zwischen *mg.*-Linie 1 und *v.*-Linie 387. Die F_1-Generation von 28 Pflanzen zeigte Keimblattstellung zwischen *vulgaris* und Plus. Narbe und Habitus von *vulgaris*. Begrenztes

Stammwachstum. Blütenfarbe Hell Salmonrot. Der Pollen war vollkommen fertil, die Samenentwicklung normal wie bei *vulgaris*. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 37 entspricht der Kombination *mg.*-Linie 1 × *v.*-Linie 53, »*atropunctatus*». Die F_1-Generation von 42 Pflanzen hatte unbegrenztes Stammwachstum, sie war schwach rankend. Keimblattstellung zwischen *vulgaris* und Plus. Narbe *vulgaris*. Blütenfarbe Rötlich Bischofsviolett. Infloreszenz: *vulgaris*-Typus. 17,9 % tauber Pollen. Samenentwicklung schwach, nur 7.4 Samen pro Pflanze. Alle Pflanzen zeigten eine etwas gelbliche, kränkliche Farbe. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 48. *mg.*-Linie 1 × *mg.*-Linie 41. Die F_1-Generation, 42 Pflanzen, bestand ausschliesslich aus Zwergen mit begrenztem Stammwachstum, wie sie in Fig. 30 links abgebildet sind. Sie zeigten dieselbe kränkliche Farbe, wie sie für die hohen Zwerge der F_1-Generationen von *v.* × *m.*-Kreuzungen beschrieben worden sind. Blütenfarbe Dunkel Lachsrot. 47,6 % tauber Pollen. Es wurden niemals Samen erhalten. Anscheinend vollkommen steril. Die Keimblätter hatten Nullstellung. Die Narbe zeigte den *pilleus*-Typus.

Kreuzung Nr. 49. *mg.*-Linie 2 × *mg.*-Linie 40. Die F_1-Generation von 27 Pflanzen bestand ausschliesslich aus hohen Zwergen vom selben Typus wie in *v.* × *m.*-Kreuzungen. Keimblattstellung Null. 83,5 % tauber Pollen. Kein Samenansatz.

Kreuzung Nr. 50. *mg.*-Linie 3 × *mg.*-Linie 33. Die 15 Pflanzen der F_1-Generation hatten *multiflorus*-Typus. Keimblattstellung Null. Narbe vom *introrsus*-Typus. Blütenfarbe Dunkel Lachsfarben. Infloreszenz: *multiflorus*-Typus. 80 % tauber Pollen. Es wurden 22,8 Samen pro Pflanze erhalten. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 51. *mg.*-Linie 3 × *m.*-Linie 27. Die 21 F_1-Individuen zeigten *multiflorus*-Typus. Keimblätter Nullstellung. Narbe *pilleus*-Typus. Blütenfarbe Dunkel Lachsfarben. Infloreszenz: *multiflorus*-Typus. 81,0 % tauber Pollen. Hierfür zeigten die Pflanzen ungewöhnlich guten Samenansatz, nämlich 38,9 Samen pro Pflanze. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 62. *mg.*-Linie 5 × *v.*-Linie 108. Die 20 F_1-Individuen zeigten in jeder Hinsicht *vulgaris*-Typus (vgl. über die *mg.*-Linie 5 Erwähntes). Blüten Laeliafarbig mit Verstärkung, *Aeq.* Der Pollen zeigte jedoch 16,2 % taube Körner. Samenansatz 71,2 pro Pflanze. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 63. *mg.*-Linie 8 × *v.*-Linie 108. Sämtliche 18 F_1-Pflanzen hatten begrenztes Stammwachstum und *vulgaris*-Habitus. Sie

zeigten aber ein kränkliches Aussehen, etwa dem von mosaikkranken Pflanzen entsprechend. Blütenfarbe Salmonrosa mit Verstärkung der Farbe am oberen inneren Rand der Fahne, Gen *Aeq.* 49,4 % tauber Pollen. 29,9 Samen pro Pflanze.

Kreuzung Nr. 65. mg.-Linie 8 × *v.*-Linie 190 (eine Schwesterlinie zu L. 108, dem *v.*-Elter voriger Kreuzung). Gleiche Eigenschaften wie Kr. 63, nur jetzt 39,9 % tauber Pollen und nur 12,1 Samen pro Pflanze. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 64. mg-Linie 8 × *v.*-Linie 214. Die 29 F_1-Individuen zeigten begrenztes Stammwachstum und *vulgaris*-Habitus. Keimblattstellung und Narbe *vulgaris*. Blütenfarbe Hell Salmonrosa. 56,3 % tauber Pollen. Samenansatz 59,1 pro Pflanze, also für den gefundenen Anteil leeren Pollen sehr hoch. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 66. mg.-Linie 11 × *v.*-Linie 190. Die 20 F_1-Pflanzen in allen Hinsichten vom *vulgaris*-Typus. Blüten Laeliafarbig mit Verstärkung am oberen inneren Rand der Fahne. 17,2 % tauber Pollen. Samenansatz 105,8 pro Pflanze. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 72. mg.-Linie 17 × *v.*-Linie 214. Die 14 F_1-Individuen haben begrenztes Stammwachstum und *vulgaris*-Habitus. Keimblattstellung zwischen Plus und *vulgaris*. Narbe *vulgaris*. Blütenfarbe Salmonrosa. Vollkommen fertil.

Kreuzung Nr. 18. mg.-Linie 33 × *v.*-Linie 1. Diese Kreuzung zeigte ein ganz aus der Reihe fallendes Verhalten. Die 82 F_1-Pflanzen, verteilt auf vier Jahre, entwickelten sich zuerst stets ganz normal. Sie zeigten normales Grün. Als sie nach etwa 5 Wochen eine Höhe von ca. 20 cm erreicht und schon kleine Knospenanlagen ausgebildet hatten, gingen alle zugrunde. Dies war während allen vier Jahren, trotz günstiger Umweltverhältnisse, in gleicher Weise der Fall. Keimblattstellung Null.

Kreuzung Nr. 19. mg.-Linie 33 × *v.*-Linie 52. Die 78 erhaltenen F_1-Pflanzen waren alle schwächliche, sterile Halbzwerge mit Ranken. Die Keimblattstellung war Null. Die Narben zeigten den *introrsus*-Typus. Blütenfarbe Weiss. 72,6 % tauber Pollen. Es wurden niemals Samen erhalten.

Kreuzung	*Nr.*	*20.*	*mg.*-Linie	33 × *v.*-Linie	124.	56	F_1-Pflanzen.
»	»	*21.*	*mg.*-	»	33 × *v.*-	»	147.	5	»	»
»	»	*22.*	*mg.*-	»	33 × *v.*-	»	161.	29	»	»
»	»	*23.*	*mg.*-	»	33 × *v.*-	»	214.	61	»	»
»	»	*32.*	*mg.*-	»	33 × *v.*-	»	10.	20	»	»
»	»	*43.*	*mg.*-	»	33 × *v.*-	»	190.	37	»	»

Diese sechs Kreuzungen sollen, da sie sich nur in wenigen Hinsichten unterscheiden, gemeinsam besprochen werden. Bei den Kreuzungen Nr. 21, 22, 32 und 43 bestand F_1 nur aus Pflanzen vom *multiflorus*-Typus. Von den 56 F_1-Pflanzen von Kr. 20 zeigten 54 *multiflorus*-, 2 intermediären Typus. Von Kreuzung Nr. 23 hatten 57 *multiflorus*-, 3 intermediären Typus und eine war ein hoher Zwerg. Sämtliche Kreuzungen hatten Keimblätter von Nullstellung und *introrsus*-Narben. Alle hatten Infloreszenzen vom *multiflorus*-Typus. Blütenfarbe in Kreuzung Nr. 20, 21, 22, 23 und 32 Lachsfarben, in Kreuzung Nr. 43 Dunkel Lachsfarben mit Verstärkung am oberen inneren Rand der Fahne; Gen *Aeq*. Der Anteil tauber Pollen war in fünf dieser Kreuzungen, Nr. 20, 21, 22, 23 und 43, annähernd gleich, nämlich in gleicher Reihenfolge: 82,7, 84,2, 86,8, 82,3 und 80,7 %. Kreuzung Nr. 32 zeigte 71,5 % tauben Pollen. Die Werte für den Samenertrag pro Pflanze betrugen in der Nummerfolge der Kreuzungen: 5,1, 13,2, 15,0, 7,8, 16,3 und 5,6.

Kreuzung Nr. 34. mg.-Linie 33 × *v.*-Linie 53. Die 43 F_1-Individuen waren vom *multiflorus*-Typus. Keimblätter in Nullstellung. Narben vom *introrsus*-Typus. Blütenfarbe Dunkel Begoniarot. Infloreszenzen vom *multiflorus*-Typus. 82,2 % tauber Pollen. Erhaltene Samen pro Pflanze 27,6. Bemerkenswert sind die in F_2 dieser Kreuzung erhaltenen Resultate. In allen 6 Familien fand nämlich monohybride Ausspaltung von *angustifolia*-Typen statt. Insgesamt wurden erhalten: 234 Normalblättrig : 68 *angustifolia*. D/m für 3 : 1 = 1,00. Mit Hinblick auf das früher über die *angustifolia*-Typen Gesagte sollten die von zwei Befruchtungen herstammenden F_1-Elternpflanzen dieser 6 F_2-Familien im Wegfall des verantwortlichen Chromosomenstücks heterozygot gewesen sein.

Kreuzung Nr. 41. mg.-Linie 33 × *v.*-Linie 164, *Sur p.* Die 27 F_1-Pflanzen waren alle vom *multiflorus*-Typus, zeigten aber nach abwärts gerichtete Blätter; Dominanz im Gen *Sur*. Keimblätter in Nullstellung. Narben vom *introrsus*-Typus. Infloreszenzen vom *multiflorus*-Typus. Blütenfarbe Weiss. Tauber Pollen 74,8 %. 10,2 Samen pro Pflanze Die hier erhaltene Blütenfarbe Weiss bildet mit der in Kreuzung Nr. 23 erhaltenen, Lachsfarben, einen entscheidenden Beweis dafür, dass die *mg.*-Linie 33 dasselbe Grundgen, *p*, für Blütenfarbe enthält wie die *vulgaris*-Linien. Die *v.*-Linie 214 (Elter von Kr. 23) enthält das dominante Gen *P*, aber keine Blütenfarbgene. Da F_1 Lachsfarbige Blüten bekam, beweist dies, dass der andere Elter, L. 33, die hierfür erforderlichen Farbgene, aber nicht das Grundgen *P* enthielt. Bei Kreuzung von *mg.*-

Linie 33 mit einer *v.*-Linie mit dem rezessiven Gen *p* sollte dann weissblütige F_1 erhalten werden, was eben in Kr. 41 eingetroffen ist.

Kreuzung Nr. 42. mg.-Linie 41 × *v.*-Linie 170. Die 33 F_1-Pflanzen hatten begrenztes Stammwachstum, Null-Keimblattstellung und *pilleus*-Narbe. Blütenfarbe Dunkel Lachsfarben. Infloreszenzen vom *multiflorus*-Typus. 74,2 % tauber Pollen. Samenansatz 8,9 pro Pflanze. Keine Zwerge.

Kreuzung Nr. 46. mg.-Linie 41 × *v.*-Linie 214. Sämtliche 48 F_1-Pflanzen waren niedrige Zwerge mit begrenztem Stammwachstum (Fig. 30) und ganz steril. Die Knospen waren Dunkel Lachsfarben. 91,5 % tauber Pollen.

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE IN MULTIGARIS- UND VERGLEICH MIT VULGARIS × MULTIFLORUS-KREUZUNGEN.

Für die richtige Beurteilung der Ergebnisse soll hier vorweg erwähnt werden, dass die zu den *multigaris*-Kreuzungen benutzten *vulgaris*-Linien sämtlich entweder untereinander oder mit gemeinsamen dritten *v.*-Linien gekreuzt worden sind und hierbei keinerlei Störung in der Fertilität gezeigt haben.

Bei einem Vergleich der oben vorgelegten Kreuzungsergebnisse zeigt sich nun, dass ein und dieselbe *mg.*-Linie mit verschiedenen *v.*- oder auch *mg.*-Linien sowohl in bezug auf den Prozent tauben Pollens wie das Auftreten von Zwergen sehr abweichende Resultate geben kann. Einige Beispiele seien hierfür zusammengestellt.

					% tauber Pollen	Aussehen der F_1-Individuen
mg.-Linie	1 ×	*v.*-Linie	53		17,9	Nur schwächliche Pflanzen
mg. »	×	*v.* »	387		0	» normale *vulgaris*-Typen
mg. »	×	*mg.* »	41		47,6	» sterile niedrige Zwerge
mg. »	8 ×	*v.* »	108		49,4	» kränkliche *vulgaris*-Typen
mg. »	×	*v.* »	190		39,9	» » » »
mg. »	×	*v.* »	214		56,3	» normale *vulgaris*-Typen
mg. »	33 ×	*v.* »	1		—	» juvenil letale Pflanzen
mg. »	×	*v.* »	10		71,5	» *multiflorus*-Typen
mg. »	×	*v.* »	52		72,6	» sterile Halbzwerge
mg. »	×	*v.* »	161		86,8	» *multiflorus*-Typen
mg. »	41 ×	*v.* »	170		74,2	» » »
mg. »	×	*v.* »	214		91,5	» niedrige Zwerge
mg. »	×	*mg.* »	1		47,6	» » »

Es konnten also z. B. mit derselben *mg.*-Linie 1 und verschiedenem zweiten Elter teils normal fertile, teils partiell sterile und teils nur sterile F_1-Pflanzen erhalten werden. Die gänzlich sterilen waren überdies ausgesprochene Zwerge. Entsprechend gab die *mg.*-Linie 41 teils *multiflorus*-Typen, teils nur niedrige Zwerge und die *mg.*-Linie 33 sogar teils juvenil letale Typen, teils sterile Halbzwerge und schliesslich nur *multiflorus*-Typen.

Bei einem Vergleich der vorstehenden F_1-Ergebnisse in *multigaris*-Kreuzungen mit den in *v.* × *m.*-Kreuzungen erhaltenen (vgl. Tab. 3) fällt vor allem auf, dass von letzteren ein bedeutender Teil heterogen war. Eine Gruppe zeigte Riesen und Zwerge im Verhältnis von etwa 1 : 1, eine zweite im Verhältnis 3 : 1 und eine dritte bestand nur aus Riesen. In den *multigaris*-Kreuzungen gab es dagegen, wenn man von einem einzigen Zwerg in Kr. 23 (der vielleicht auf nichtgewollte Fremdbestäubung zurückzuführen ist) absieht, in einem Material von zusammen 696 Individuen keine »Ausspaltung» von Zwergen.

Wie ist diese Heterogenität in den F_1-Generationen, die teils innerhalb derselben Kreuzung, teils zwischen verschiedenen Kreuzungen mit einem gemeinsamen Elter auftritt, zu erklären?

Ph. vulgaris ist selbstbefruchtend und keine der hier benutzten reinen Linien zeigte irgendwelche Sterilitätserscheinungen. Es gibt nur normale Pollenkörner und alle Samenanlagen können sich entwickeln. Die *Ph. multigaris*-Linien Nr. 1, 2, 3, 5, 8, 11, 13 und 17 zeigen sicher gleiches Verhalten; für die drei Linien 33, 40 und 41, die grössere Blüten haben, steht noch nicht fest ob sie als gleich reine Selbstbefruchter aufzufassen sind. *Ph. multiflorus* ist obligat fremdbefruchtend, hat nur normalen Pollen und alle Samenanlagen können sich entwickeln. Sie geben gleich guten Samenansatz wie voll fertile *vulgaris*-Linien. Isolierung von *multiflorus*-Pflanzen zeigt ihren ausgeprägten Fremdbefruchter-Charakter. Nur gegen Ende der Vegetationsperiode können sich einzelne Früchte mit Samen entwickeln (v. Tschermak, 1902, und Verf.).

Als genetische Grundlage für die Fremdbefruchtung wird nunmehr allgemein laut der von East (1929) bei *Nicotiana* festgestellten Erscheinung angenommen, dass hierfür eine Reihe von multiplen Allelen für Selbststerilität, S_1, S_2, S_3 ... verantwortlich sind. Pollenkörner mit einem Allel, das auch in der zu befruchtenden Pflanze vorkommt, keimen schlecht und gelangen nicht zur Samenanlage, wodurch — zusammen mit der Eignung der Blüte zur Fremdbestäubung — Fremdbefruchtung gesichert erscheint. — Bei den gegen Ende der Vegetationsperiode beobachteten, wahrscheinlichen Selbstungen könnte entweder

der Pollen mit gleichem *S*-Allel infolge veränderter Verhältnisse vielleicht doch die Befruchtung ausführen oder es könnten durch Mutation Pollenkörner mit anderen *S*-Allelen entstanden sein. Hier muss diese Frage unentschieden bleiben.

Für *Ph. vulgaris* als Selbstbefruchter scheint es mir in bezug auf die Allelenserie für Selbststerilität drei Alternativen zu geben. Erstens, die *S*-Allelen kommen nur mehr im homozygoten Zustand vor, also S_1S_1 oder S_2S_2 usw. Zweitens, die *S*-Allelen kommen noch immer im heterozygoten Zustand vor, hindern aber nicht mehr die Selbstung sondern haben nur zufolge, dass eine S_1-Eizelle immer von einem männlichen S_2-Kern oder umgekehrt befruchtet wird. Diese Alternative braucht sich nach aussen in keinerlei Weise zu erkennen geben. Und drittens, das Gen *S* fehlt überhaupt.

Zur Erklärung der Heterogenität der F_1-Generationen in *v.* × *m.*-Kreuzungen muss, wie früher erwähnt, Heterozygotie im Genbestand wenigstens eines Elters angenommen werden. Es mag hierbei gleichgültig erscheinen, ob diese Heterozygotie dem Gen für Selbststerilität *S* oder einem anderen, besonderen Gen für z. B. die Verhinderung der Ausbildung von Zwergen, zugeschrieben wird. Da wir wissen, dass bei *Ph. multiflorus* mit dem Fungieren der *S*-Allelenserie zu rechnen ist, wählen wir einfach diese und sehen nach, ob sie zusammen mit den für *Ph. vulgaris* angegebenen Alternativen die gefundenen Erscheinungen erklären kann.

Ph. vulgaris und die sicher selbstenden *multigaris* sind reine Linien und damit je stets Träger von höchstens zwei verschiedenen Allelen. Von *Ph. multiflorus*-Linien wird dagegen irgend ein beliebiges Allel in die Kreuzung eingeführt werden können. — Selbstung dominiert wahrscheinlich über Fremdbefruchtung. Ein genanalytischer Beweis konnte hierfür jedoch wegen des ausserordentlich grossen Ausfalls an F_1-Gameten nicht erbracht werden.

Wir berücksichtigen nun nur die zwei Allelen S_1 und S_2 und nehmen an, dass S_1 über S_2 dominiert, sowie dass S_2-Homozygoten im Bastardgenom *v.* × *m.* zur Ausbildung von Zwergen führt. Dann erhalten wir bei Berücksichtigung der oben für die Konstitution von *Ph. vulgaris* erwähnten beiden ersten Alternativen folgendes Schema:

	Ph. multiflorus × *vulgaris*		F_1-Kombinationen	Habitus-Typen
a)	S_1S_2	S_1S_1	S_1S_1, S_1S_1, S_1S_2, S_1S_2	= 4 Riesen
b)	S_1S_2	S_2S_2	S_1S_2, S_1S_2, S_2S_2, S_2S_2	= 2 Riesen : 2 Zwerge
c)	S_1S_2	S_1S_2	S_1S_1, S_1S_2, S_1S_2, S_2S_2	= 3 Riesen : 1 Zwerg

Diese drei Kombinationsmöglichkeiten entsprechen gerade dem, was in der Hauptsache gefunden worden ist. Im Fall a) ist die F_1 einheitlich, in b) spaltet sie in grosse Pflanzen und Zwerge im Verhältnis 1 : 1 und im Fall c) nach 3 : 1. Welche Gestaltung die einheitlichen F_1-Generationen, Fall a), erhalten werden, wird von zwei Umständen abhängen können. Erstens vom Bastardgenom, dem die *S*-Typen nun angehören, also ihrer Genengesellschaft. Wir haben ja in den verschiedenen *v.* × *mg.*-Bastardgenomen sehr verschiedene, aber einheitliche F_1-Serien gefunden; Halbzwerge, Zwerge, juvenil letale Pflanzen usw. Zweitens darf auch nicht ausser Acht gelassen werden, dass sowohl von *Ph. multiflorus* wie von *vulgaris* irgendwelche der weiteren Allelen der *S*-Serie in die Kreuzung eingeführt werden können, was ja gleichfalls den Habitus der F_1-Bastarde verändern könnte.

Eine genaue Prüfung der oben zur Erklärung der heterogenen F_1-Generationen aufgestellten Hypothese wird möglich sein, indem Serien von *vulgaris*-Linien je mit Pollen von einer einzigen *multiflorus*-Pflanze befruchtet werden. Ein Vergleich der Resultate solcher Serien sollte es gestatten, die genotypische Konstitution der betreffenden *vulgaris*-Linien in bezug auf die *S*-Allelenserie festzustellen.

BESPRECHUNG DER GESAMTERGEBNISSE.

In der Artkreuzung *Ph. vulgaris* ♀ × *multiflorus* ♂, die bisher nur in dieser Richtung gelungen ist, wird ein Selbstbefruchter mit einem obligaten Fremdbefruchter, *Ph. multiflorus,* vereinigt. Isolierte Pflanzen von *multiflorus* gaben nur ausnahmsweise am Ende der Vegetationsperiode einzelne Früchte mit Samen.

Die Wahl der Eltern unter den *vulgaris*-Linien scheint eine gewisse Rolle für das Gelingen der Kreuzung zu spielen. Mit gewissen Linien wurden bisher keine Samen, mit anderen nur nicht entwicklungsfähige erhalten, während wiederum andere 2—3 Samen pro Bestäubung gaben.

Die F_1-Generationen zeigten je nach der Elternkombination verschiedene Zusammensetzung. Habituell gab es wenigstens drei verschiedene Typen von Pflanzen: Sehr grosswüchsige *multiflorus*-ähnliche, etwas 1 m hohe dunkelgrüne rankende (sog. intermediäre) und schliesslich Zwerge mit kleinen Blättern und kränklicher, gelblich-graugrüner Blattfarbe. Alle F_1-Pflanzen dokumentieren ihren Bastardcharakter durch folgende Eigenschaften. Keimblattstellung intermediär zwischen der der Eltern, sog. Nullstellung (Fig. 3). Narbe von intermediärer, sog. *pilleus*-Form (Fig. 4), Blütenfarbe intermediär, Lachs- bis Dunkel

Begoniarot oder Weiss (wenn beide Eltern im Grundgen für Blütenfarbe rezessiv sind), Infloreszenzen *multiflorus*-ähnlich, Hülsen gleichfalls, Samen von intermediärer Grösse.

Hinsichtlich Habitus konnten die F_1-Generationen im grossen in drei verschiedene Gruppen eingeteilt werden: a) einheitlich, nur aus grossen oder intermediären Pflanzen bestehend, b) aus etwa gleich viel grossen Pflanzen wie Zwergen bestehend (1 : 1) und c) die grossen Pflanzen betragen ungefähr das Dreifache der Zwerge (3 : 1).

Sämtliche F_1-Pflanzen waren hochgradig steril. Die Zwerge und auch ein kleinerer Teil der grossen Pflanzen bildeten keine entwicklungsfähigen Samen aus. Die grossen Pflanzen zeigten in den meisten Fällen 80—85 % tauben Pollen. In zwei Kreuzungen gab es etwa 72 %, in einer nur 64 %. Auch der Samenansatz pro Pflanze ist sehr niedrig, etwa 10 Samen erreichend. Gewisse Kreuzungen haben gar keine Samen gegeben, andere über 30 pro Pflanze. Es wurde wahrscheinlich gemacht, dass die Sterilität eine weit höhere ist, als die tauben Pollenkörner angeben. Selbstbefruchtung dominiert wahrscheinlich über Fremdbefruchtung.

Die zytologischen Untersuchungen der F_1-Meiosis zeigte in beiden Teilungen ganz normalen Verlauf. Es gab keine Univalente. Die Chromosomenstruktur der beiden Arten kann demnach keine grösseren Unterschiede aufweisen. Aber nach Bildung der Pollentetraden wird ein grosser Teil der Pollenkörner nicht fertigentwickelt sondern degeneriert.

Die F_2-Generationen zeigen einen sehr hohen Ausfall an Pflanzen mit *multiflorus*-Charakteren (96 % und mehr). Dieser Ausfall entspricht annähernd der Gametenuntauglichkeit in F_1. Während F_1 patroklin ist, ist der Grossteil von F_2 matroklin, vorausgesetzt, dass die Eigenschaften einzeln hinsichtlich ihrer Artzugehörigkeit betrachtet werden. Je nachdem welche Linien als Eltern dienten, wurde in F_2 sehr grosse bis sehr geringe Mannigfaltigkeit an Formen beobachtet. Eine genanalytische Bearbeitung der F_2 war im Zusammenhang mit dem grossen Ausfall an Gameten in F_1, der die Neukombinationen sehr ungleich zu treffen schien, aussichtslos.

Durch ein Studium von F_3—F_{11} konnten eine Reihe von Eigenschaften in ihrer Vererbung untersucht werden. Die Arbeit enthält diesbezüglich nur die wichtigsten Beispiele. Für die Keimblattstellung wurden zwei Gene, *Hyp* und *Epi*, festgestellt. Auch die Narbenform wird durch zwei Gene, *Ext* und *Int*, kontrolliert. Die vier homozygoten Kombinationen entsprechen den Narbenformen: *vulgaris, introrsus,*

transversus und *multiflorus*. Die *pilleus*-Form ist nur heterozygot bekannt (Fig. 4).

Die Blütenfarbe spaltete sehr kompliziert. Es konnte gezeigt werden, dass Scharlachrot aus drei verschiedenen Rot zusammengesetzt ist (Gene *Sal* und *Am*). Es bestehen drei verschiedene Rot-Serien, von denen jede dieselbe Farbe in drei deutlich verschiedenen Abstufungen enthält. *Ph. multiflorus* enthält wenigstens fünf Gene, die für *vulgaris* unbekannt sind, und *vulgaris* drei, die für *multiflorus* unbekannt sind. Hinsichtlich Blütenfarbe liegt demnach ein Unterschied in acht Genen vor. Für den Bau der Infloreszenztypen konnten wenigstens zwei Gene für Infloreszenzrichtung, zwei für Internodienlänge und zwei für Internodienanzahl festgestellt werden.

Die Blattform und -grösse zeigt in ihrer Spaltung Transgression und Gleiches gilt auch für die Behaarung der Blätter. Mehrmals ist in den Kreuzungen die Dominant-Mutation *Sur*, abwärts gerichtete Blätter, beobachtet worden. In den meisten der Kreuzungen sind ganz sterile und mehr oder weniger schmalblättrige, sog. *angustifolia*-Typen aufgetreten. In höheren Generationen konnten Familien gefunden werden, die diese Typen monohybrid ausspalteten. Sie werden durch den Wegfall eines Chromosomenstücks erklärt, das eine Komplexmutation vortäuscht. Die Spaltung findet dann nach 3 An- : 1 Abwesenheit des Chromosomenstücks statt.

In bezug auf den Habitus zeigten die höheren Generationen einen ausserordentlichen Reichtum. Viele ganz unerwartete Formen sind zutage gekommen (s. Fig. 10—12, 20, 21, 23—28 und den Text). Für die Richtung der Stammverzweigungen wurden zwei, für die Internodienlänge wenigstens drei und für die Anzahl Stockwerke zwei Gene festgestellt. Die Samengrösse spaltete kompliziert. Die *circumdatus*-Zeichnung der *multiflorus*-Samen ist rezessiv gegenüber der durch die Allelen R_{st} bzw. R_{ma} bedingten Streifung bzw. Marmorierung von *Ph. vulgaris*.

Die niedrigeren Generationen zeigten, dass eine Kombination von *v.*- mit *m.*-Eigenschaften auf umso grösseren Widerstand stiess, je mehr *multiflorus*-Gene man einzuführen versuchte. Es schien hierfür auch eine dementsprechend grössere Veränderung des Plasmons erforderlich zu sein, die erst nach und nach, in immer höheren Generationen erreicht werden konnte. Die grossen Unterschiede in der diesbezüglichen Zusammensetzung der Kreuzungen (vgl. F_2 von Kr. Nr. 5 und 11) sprechen dafür, dass auch zwischen verschiedenen Formen von *Ph. vulgaris* (vgl. die stark abweichende Linie Nr. 53, Elter zu Kr. 5)

bedeutungsvolle Plasmonunterschiede vorhanden sein können, wenn sich diese auch bei Kreuzungen innerhalb der Art noch nicht deutlich zu erkennen geben scheinen. Mit Hinblick auf diese anscheinend grosse Bedeutung der Balanz Genom/Plasmon könnte auch der grosse Prozent funktionsfähiger Gameten in F_1 hauptsächlich darauf zurückzuführen sein, dass ungefähr ein solcher Teil der Genneukombinationen im vorhandenen Plasmon nicht lebensfähig ist.

Aus *Ph. vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen konnten von F_5 an konstante und voll fertile Linien ausgelesen werden, die Kombinationen der taxonomisch trennenden Eigenschaften repräsentieren. Solche Linien werden von mir als *Ph. multigaris* bezeichnet. Linien, die mit *vulgaris* bzw. *multiflorus* übereinstimmen, aber bei Kreuzung mit diesen mehr oder weniger sterile Nachkommen geben, werden als *neovulgaris* bzw. *neomultiflorus* bezeichnet.

Es wurde eine Reihe von Kreuzungen *multigaris* × *vulgaris* bzw. *multigaris* × *multigaris* untersucht. Die F_1-Generationen dieser waren in der Regel einheitlich, zeigten aber untereinander viel grössere Unterschiede als die von *vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen. Folgende Fälle wurden angetroffen: Die Samen waren nicht entwicklungsfähig, die F_1-Pflanzen waren bei ganz normalem Aussehen juvenil letal, alle Pflanzen waren sterile Zwerge, alle waren schwächliche Halbzwerge, alle waren kränkliche halbhohe Pflanzen oder schliesslich alle waren normal. Der Prozent tauber Pollen variierte sehr stark von Kreuzung zu Kreuzung; von 0 bis über 90 %. Gewisse Kreuzungen hatten ganz sterile F_1. In F_2 und höheren Generationen zeigten diese Kreuzungen einfachere bis kompliziertere Spaltungsverhältnisse. Eine ganze Kreuzung spaltete *angustifolia*-Typen monohybrid aus.

Die Heterogenität der F_1-Generationen wird in Beziehung gebracht zur Heterozygotie des fremdbefruchtenden *Ph. multiflorus* in der multiplen Allelenserie für Selbststerilität: S_1, S_2, S_3 ... Die hierfür aufgestellte Hypothese steht gut im Einklang mit den in verschiedenen Kreuzungen gefundenen Verhältnissen. Sie soll bei weiteren Studien als Arbeitshypothese dienen.

Die hohe Gametensterilität in F_1 und damit der sehr grosse Ausfall an Individuen mit *multiflorus*-Eigenschaften in F_2 wird dadurch erklärt, dass bei der Paarung der Chromatiden der beiden Elternarten, die sich in einer Reihe von Genen (nicht nur als Allelenunterschiede aufgefasst) unterscheiden, in der grossen Mehrzahl Neukombinationen erhalten werden, die — wenigstens im vorhandenen Plasmon — nicht lebensfähig sind.

Zu Beginn dieser Arbeit wurden mit dem Ziel eines Studiums der Artgrenze als wesentlichste Aufgaben folgende erwähnt: 1) Ist die Überbrückung der Artgrenze durch konstante, fertile Linien möglich, die verschiedene taxonomische Eigenschaften der Eltern vereinigen? Diese Frage kann jetzt zweifellos bejaht werden, denn solche Linien von *Ph. multigaris* sind jetzt schon während 3—5 Generationen gebaut und zu Kreuzungen benutzt worden.

Die 2. Frage, die Möglichkeit einer genetischen Analyse der Artunterschiede, wird sich erst allmählich erweitern und sehr davon abhängen, ob eine Reihe hierzu geeigneter, sowohl selbst- wie fremdbefruchtender *multigaris*-Linien erhalten werden können. Bisher ist schon die Analyse eines Teiles solcher Eigenschaften gelungen und es scheint kaum ein Hindernis mehr zu bestehen, dass dies nicht auch mit dem Grossteil der übrigen möglich sein wird.

Die 3. Frage, nach dem Verhalten artintermediärer, d. h. *multigaris*-Linien, dürfte bereits durch die in vorliegender Arbeit mitgeteilten Resultate als im wesentlichen beantwortet zu betrachten sein.

Die 4. Frage, nach der Möglichkeit der Erweiterung des Formenkreises über den der beiden Eltern hinaus und einer Verstärkung der Sterilitätsbarriere dürfte auf Grund der vorliegenden Ergebnisse eher zu bejahen als zu verneinen sein. So ist in höheren Generationen ein Reichtum an bisher unbekannten Formen aufgetreten, der deutlich für eine Erweiterung des Formenkreises der Eltern spricht. Und in den F_1-Generationen von *vulgaris* × *multigaris*-Kreuzungen liegen Anzeichen dafür vor, dass in gewissen Fällen eine Verstärkung der Sterilitätsbarriere stattgefunden hat.

Der Hauptteil der bisher veröffentlichten Fälle von Artkreuzungen (vgl. u. a. RENNER, 1929) bezieht sich auf Fremdbefruchter und nur zu geringem Teil auf Selbstbefruchter bzw. Kreuzungen zwischen diesen beiden. Hierzu kommen von entscheidender Bedeutung für den Verlauf von Artkreuzungen teils die Chromosomenzahl, teils die Strukturverhältnisse der Chromosomen. Nichtübereinstimmung in der Chromosomenzahl schliesst häufig das Gelingen einer Artkreuzung überhaupt aus, und wenn solche gelingen, so kommt es meistens zu so ernsten Störungen in der Meiosis, dass keine oder wenigstens nicht weiter fortpflanzungsfähige Nachkommen erhalten werden.

Aber auch in Kreuzungen zwischen verwandten Arten mit gleicher Chromosomenzahl treten meistens zufolge struktureller Verschieden-

heiten starke Störungen auf. Es liesse sich eine Unzahl von Fällen anführen, wo im Zusammenhang mit Strukturverschiedenheiten Univalente, Chromatinbrücken und andere Störungen des normalen Teilungsverlaufs auftreten. Und in nicht wenigen Fällen scheinen Artunterschiede hauptsächlich durch Strukturverhältnisse bedingt zu sein. Die besten Beispiele in genannter Hinsicht dürfte zweifellos *Drosophila* darbieten. So konnte für die beiden Arten *Drosophila melanogaster* und *simulans* laut DOBZHANSKY (1939) gezeigt werden, dass sie sich hauptsächlich durch eine lange Inversion unterscheiden, während die Genanordnung i. ü. dieselbe zu sein scheint. Zwischen anderen, sonst nahe verwandten Arten wiederum, wie *Dr. pseudoobscura* und *miranda,* wurde eine grosse Anzahl von Strukturunterschieden, über 50, festgestellt (DOBZHANSKY und TAN, 1936). KOZHEVNIKOV (1936) gelang es sogar durch Kreuzungsexperimente innerhalb von *Dr. melanogaster* einen in der Chromosomenstruktur so abweichenden Stamm, *Dr. artificialis,* zu erhalten, dass dieser bei der Kreuzung mit der Ausgangsart als Mutter keine lebensfähigen Nachkommen gab.

Eine Artkreuzung, die sich in ihrem Verlauf mit der zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus* vergleichen liesse, konnte ich in der Literatur nicht ausfindig machen. Im Fall von *Triticum vulgare* × *Secale cereale* z. B. handelt es sich zwar auch um die Kombination Selbst- × Fremdbefruchter, aber die Unterschiede in Chromosomenzahl und Genom sind hier so gross, dass eine Paarung zwischen den Chromatiden der beiden Arten zum allergrössten Teil ausgeschlossen erscheint. Für das erfolgreiche Studium der in Frage stehenden *Phaseolus*-Artkreuzung ist, ausser der gleichen Chromosomenzahl, erstens der Umstand von grösster Bedeutung, dass die Chromosomen in ihrer Struktur soweit übereinstimmen, dass die Meiosis im Bastard normal verläuft. Erst dann kommt es im Zusammenhang mit der Entstehung vieler Neukombinationen von Genen, im vorhandenen Plasmon zur Degeneration und dadurch zur Funktionsuntauglichkeit des grössten Teils der Gameten. Zweitens war für das weitere Studium der Kreuzungen in hohem Grade entscheidend, dass in der grossen Mehrzahl derselben die neuentstandenen *v.* × *m.*-Genome im vorhandenen Plasmon wenigstens teilweise überlebten und sodann allmählich in höheren Generationen auch in ihnen entsprechenden Plasmon-Typen erhalten werden konnten. In einer Kreuzung, Nr. 5, sind ja praktisch genommen alle Neukombinationen mit *multiflorus*-Genen verschwunden.

Diese grosse Abhängigkeit neuer Genkombinationen (nicht als Allelen aufzufassen) vom Plasmon, die besonders deutlich durch den

Ausfall von Kombinationen mit *multiflorus*-Genen in den niedrigeren Generationen bestätigt wurde, kann für unsere ganze Auffassung der Art, ja auch für die Phylogenie derselben, von grösster Bedeutung sein. Schon mancher Genetiker hat mit den Achseln gezuckt, wenn er in einer systematischen Arbeit zwei Pflanzen als Arten beschrieben fand, die sich anscheinend nur durch die Blütenfarbe oder eine andere unbedeutende Eigenschaft, unterschieden, die auf einem einzigen Genunterschied beruhen könnte. — In der vorliegenden Arbeit ist es gelungen, die Artgrenze zwischen *Ph. vulgaris* und *multiflorus* zu überbrücken, d. h. es gelang eine Reihe von konstanten und fertilen Linien herzustellen, die Kombinationen der taxonomisch trennenden Eigenschaften der Eltern vorstellen. Aber eine Auslöschung der Artgrenze zwischen diesen Arten ist damit keineswegs erreicht worden und wird — voraussichtlich — wohl niemals erreicht werden können. Es konnte noch kein *Ph. multigaris* erhalten werden, der mit beiden Elternarten fertile Nachkommen gäbe.

Die erhaltenen Resultate sprechen klar dafür, dass die Einführung gewisser Gene der einen Art in das Genom der anderen zu ernsten Störungen der Beziehungen Genom/Plasmon führen, die nur ganz allmählich, in immer höheren Generationen, mit Ausbildung eines neuen, dem Genom entsprechenden Plasmons überwunden werden konnten. Für die Aufrechterhaltung der Artgrenze scheint demnach dem Plasmon, als Bedingung für die Möglichkeit der Verwirklichung gewisser Genome, eine ebenso grosse — ja vielleicht grössere — Bedeutung zuzukommen, als den Unterschieden in der Chromosomenstruktur oder dem Genbestand. Die Verträglichkeit Genom/Plasmon kann als die Grundlage des Artbegriffes aufgefasst werden.

Diese Feststellungen sind sowohl systematisch wie phylogenetisch von grösstem Interesse. Systematisch, da sie zweifellos zu zeigen scheinen, dass im einen Fall der Unterschied in einem einzigen Gen zur Barriere zwischen zwei Arten werden kann, nämlich wenn die Einführung dieses einzigen Gens in das Genom von der Anwesenheit eines anderen, artfremden Plasmons abhängig ist. Dann wird hierdurch allein, so wie in mehreren Fällen bei den vorhin besprochenen *multigaris*-Linien, eine Artbarriere die Folge sein. In anderen Fällen wiederum wird eine grössere Variation im Genbestand möglich sein, ohne dass deshalb Störungen in den Beziehungen Genom/Plasmon eintreten. Dies hat offenbar für die sehr formenreichen Arten Gültigkeit.

Phylogenetisch sind die Feststellungen von grosser Bedeutung, da sie die Möglichkeit der Entstehung einer ganzen Reihe neuer Arten durch

eine gelungene Kreuzung zwischen zwei vorhandenen illustrieren. Der grosse Reichtum an verschiedenen in den Kreuzungen von *Ph. vulgaris* × *multiflorus* erhaltenen Formen würde zweifellos für eine Reihe von Arten genügen. Und wenn hierzu noch kommt, dass gewisse Gruppen solcher Formen nur innerhalb bestimmter Plasmontypen die normalen Fortpflanzungsfunktionen einer Art erhalten können, sind — so scheint es mir — alle Voraussetzungen für die Artdifferenzierung gegeben.

Phaseolus vulgaris und *multiflorus* sind zweifellos zwei sehr gute Linnéische Arten. Zwischen ihnen besteht eine starke Sterilitätsbarriere, bedingt teils durch den Unterschied im Plasmon, teils durch einen solchen in wahrscheinlich mehr als Hundert Genen. Hierzu kommt überdies der Unterschied in Selbst-Fremdbefruchtung. Dagegen ist im Zusammenhang mit unbedeutenden Strukturunterschieden der Chromosomen und damit guter Paarung im Artbastarden eine künstliche Überbrückung der Artgrenze noch möglich. — Sollte die Kreuzung zukünftig auch in umgekehrter Richtung, also mit *multiflorus* als Mutter gelingen, so ist mit Hinblick auf die gefundenen Resultate gleichfalls mit einem grossen Ausfall an Gameten in F_1 und damit an Formen in F_2 usw. zu rechnen; bei den eliminierten Formen wird es sich dann aber um solche handeln, die ihre Entstehung hauptsächlich der Einführung von *vulgaris*-Genen zu verdanken haben.

SUMMARY.

1. The author studied a number of crosses between *Ph. vulgaris* ♀ × *multiflorus* ♂, which succeeded only when *vulgaris* was used as mother. *Ph. vulgaris* is self-fertilizing, *multiflorus* cross-fertilizing. The crosses were unequally successful according to the choice of parental lines. With certain strains as parents no seeds have as yet been obtained, with other strains only non-germinable seeds and with still others 2—3 germinable seeds per pollination.

2. In the F_1 generations at least three different types of plants occurred: *multiflorus*-like giants, dark green, climbing plants, about 1 metre high, and dwarfs of a sickly appearance. The F_1 plants showed their hybrid character by the following properties: the position of the cotyledons was intermediary between that of the parents, the stigma and the colour of the flowers likewise, the inflorescences and the pods resembled *multiflorus*, the seeds were of intermediary size.

3. With respect to habitus the F_1 generations could be divided into three groups: a) homogeneous, consisting only of large or intermediary

plants, b) giants and dwarfs in the proportion 1 : 1, and c) giants and dwarfs in the ratio 3 : 1 (see Table 3).

4. All F_1 plants were highly sterile (see Table 2). As a rule the dwarfs formed no seeds at all, and if they did so they were incapable of developing. The pollen was empty in 80—85 %; in two crosses in 72 % and in one cross in only 64 %. It seemed probable that the sterility was much higher than the corresponding percentage of empty pollen. Self-fertility probably dominates over cross-fertility.

5. Meiosis in F_1 ran a normal course. No univalents or other disturbances could be observed, consequently the chromosome structure in the two species is assumed to be in very close agreement. After telophase II a great many of the pollen grains degenerate.

6. While the F_1 is patroclinous, the F_2 is to a great extent matroclinous. A high percentage of the *multiflorus* characters disappear in connexion with the gamete sterility (see Table 4). According to the choice of parents the F_2 is more or less abundant in forms. Owing to the disappearance of types, no analysis of the genes in the F_2 is possible, the results obtained being erroneous.

7. By means of an exhaustive study of F_3—F_{11} it has been possible to establish the inheritance of a number of properties. The position of the cotyledons is due to two genes, *Hyp* and *Epi*. The shape of the stigma is likewise controlled by two genes, *Ext* and *Int*. The four homozygous forms are: *vulgaris*, *introrsus*, *transversus* and *multiflorus*; the *pilleus* form is always heterozygous (see Fig. 4).

8. The colour of the flowers segregates very complicatedly. Three constant series of red have been obtained. Each individual series is of the same colour but of three distinctly different shades. These three shades of colour are interpreted as being due to multiple alleles. There are two series of two-coloured flowers, one of them with a darker standard than the wings, the other being the reverse. There also occurs one series of yellow colours. Thus *Ph. multiflorus* possesses at least five genes not present in *vulgaris*, and the latter species has three genes not found in *multiflorus*. Thus the species difference here is eight genes.

9. There are at least two genes for different direction of the inflorescence, two for internode lengths and two for the number of internodes in the inflorescence.

10. The shape, size and hairiness of the leaves show transgression. The dominant mutation *Sur* with declinate leaves has appeared several

times in the crosses. Completely sterile and more or less narrow-leafed plants, the *angustifolia* type, have segregated in the majority of the crosses. In higher generations this type segregated monohybridly in certain families. Its origin is explained by a deficiency, which gives the impression of a complex mutation. Thus the segregation takes place in the presence and absence of a chromosome-fragment.

11. In higher generations the habitus of the plants shows an enormous variation (see Figs. 10—12, 20, 21, 23—28). The direction of the stem-branchings is due to two genes, the number of internodes to three and the number of stories to two.

12. The segregation of the seed-size is complicated. The so-called *circumdatus* design of certain *multiflorus* seeds (Fig. 29) is recessive to the striation and marbling produced by the alleles R_{st} and R_{ma} respectively in *Ph. vulgaris*.

13. In the higher generations it was found that a combination of the *vulgaris* and *multiflorus* properties met with greater resistance the more genes of *multiflorus* one tried to introduce into the combination. For this a corresponding change of the plasm seems to be necessary, which can be achieved only gradually in higher and higher generations. The high percentage of inviable gametes in F_1 also appears to be due to this relation between gene stock and plasm.

14. From the higher generations of the *Ph. vulgaris* × *multiflorus* crosses entirely constant and fertile lines, representing combinations between the taxonomic properties of both species, could be selected. Such forms are designated *Ph. multigaris*. Lines agreeing with respectively *vulgaris* or *multiflorus*, but when crossed with them give more or less sterile offspring, are called *neovulgaris* or *neomultiflorus* respectively.

15. A series of crosses were made according to the combinations *Ph. vulgaris* × *multigaris* and *multigaris* × *multigaris* (see Table 5). As a rule, the F_1 generations were homogeneous, but showed very great differences among themselves. The following cases were recorded: the seeds were not germinable, the F_1 plants seemingly developed normally but died suddenly after 4—5 weeks (lethality in a juvenile stage), all plants were sterile dwarfs, all were weak semi-dwarfs, all were semi-tall, sickly-looking plants or, finally, all were normal. The percentage of empty pollen grains varied between 0 and approximately 92 %. Certain crosses were completely sterile in the F_1.

16. In F_2 and higher generations the crosses showed simple to

complicated segregation ratios. An entire cross segregated in the ratio of 3 normal : 1 *angustifolia*.

17. The heterogenity of the F_1 generations is placed in relationship with the heterozygosity of the alleles for self-sterility in *Ph. multiflorus*: S_1, S_2, S_3 ... The hypothesis put forward agrees very well with the conditions found in the different crosses.

18. The high gamete sterility in the F_1 and the resulting great loss of individuals with *multiflorus* properties in F_2 are explained by the fact that in the pairing between the chromatids of the two species — in connexion with the great gene differences — the main part of the new combinations of genes is not viable in the existing plasm.

19. By obtaining completely fertile and constant *multigaris* lines a bridge has been thrown across the species boundary between *Ph. vulgaris* and *multiflorus*. This should in turn gradually enable us to make a more complete analysis of the species differences. Already on the basis of the results so far obtained the gene differences may be estimated at a little more than a hundred.

20. The incompatibility of certain new gene combinations with the existing plasm is discussed with respect to its importance for the barrier between species and for the origin of new species.

21. Despite great gene differences and the barrier accompanying the difference in plasm and self-fertilization — cross-fertilization the successful investigation of the *Phaseolus* species-crossing in question was made possible mainly by the fact that meiosis in the species hybrid, associated with similar chromosome structure, ran a normal course.

ZITIERTE LITERATUR.

1. Bateson, W. and Pellew, C. 1915. On the Genetics of »Rogues» among Culinary Peas (*Pisum sativum*). — J. of Genetics, V, 13—36.
2. Dobzhansky, Th. 1939. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. — Jena.
3. Dobzhansky, Th. and Tan, C. C. 1936. Studies on Hybrid Sterility. III. A Comparison of the Gene Arrangement in Two Species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila miranda*. — Z. f. ind. Abst.- u. Vererbsl., LXXII, 88—114.
4. Doornkaat-Koolman, H. Ten. 1927. Die Brennfleckenkrankheit der Gartenbohne im Lichte der Vererbung. — Forsch. a. d. Gebiet d. Pfl.-Krankh. 4, 112—232.
5. East, E. M. 1929. Self Sterility. — Bibliographia Genetica, V, 331—370.
6. Hedrick, U. P. 1931. The Vegetables of New York. 1/II, Beans. — Albany.

7. Hoffmann, H. 1874. Zur Kenntnis der Gartenbohnen. — Bot. Ztg. 32, 273—283, 289—302.
8. Ivanov, N. R. 1928. Peculiarities in the Originating of Forms of *Phaseolus* L. in the Old and in the New World. — Bull. Appl. Bot. Gen. Plant Breed. Leningrad, XIX/2, 185—212.
9. — 1937. Geographical Regularities in the Distribution of Cultivated *Phaseolinae*. — Bull. Appl. Bot. Gen. Plant Breed. Leningrad, I/2, 41—106.
10. Johannsen, W. 1909. Über Knospenmutation bei *Phaseolus*. — Z. f. ind. Abst.- u. Vererbsl., I, 1—10.
11. Karpechenko, G. 1924/25. On the Chromosomes of *Phaseolinae*. — Bull. Appl. Bot. Gen. Plant Breed. Leningrad, XIV/2, 143—148.
12. Kater, J. M. 1926. Chromosomal Vesicles and the Structure of the Resting Nucleus in *Phaseolus*. — Biological Bull. 51, 209—224.
13. Kooiman, H. N. 1931. Monograph on the Genetics of *Phaseolus*. — Bibliographia Genetica, VIII, 295—413.
14. Körnicke, Fr. 1876. Über die Resultate des Bastardes *Phaseolus multiflorus* und *vulgaris* von 1876. — Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. u. Westfalens, 33, 47—48, 244.
15. Kozhevnikov, B. Th. 1936. Experimentally Produced Karyotypical Isolation. — Biological Zhurnal, Moscow, V, 727—752. (Zitiert nach Dobzhansky, 1939.)
16. Kristofferson, K. B. 1921. Spontaneous Crossing in the Garden Bean, *Phaseolus vulgaris*. — Hereditas, II, 395—400.
17. — 1924. Colour Inheritance in the Seed Coat of *Phaseolus vulgaris*. — Hereditas, V, 33—43.
18. Lamprecht, H. 1934 a. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. VII. Zwei weitere Gene für Sameneigenschaften, *Cor* und *Fast*. — Hereditas, XIX, 163—176.
19. — 1934 b. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. VIII. Über Farbenverteilung und Vererbung der Teilfarbigkeit der Testa. — Hereditas, XIX, 177—222.
20. — 1935 a. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. IX. Über den Einfluss des Genpaares *R—r* auf die Testafarbe. — Hereditas, XX, 32—46.
21. — 1935 b. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. X. Über Infloreszenztypen und ihre Vererbung. — Hereditas, XX, 71—93.
22. — 1935 c. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. XI. Eine Mutante mit einfachen Blättern und ihre Vererbungsweise. — Hereditas, XX, 238—250.
23. — 1935 d. Komplexe und homologe Mutationen. Insbesondere bei *Phaseolus vulgaris, Ph. multiflorus* und *Pisum sativum*. — Hereditas, XX, 273—288.
24. — 1936 a. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. XII. Über die Vererbung der Blüten- und Stammfarbe. — Hereditas, XXI, 129—166.
25. — 1936 b. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. XIII. Ein neues Grundgen für Testafarben, ein weiteres Testafarbgen sowie etwas über Blütenfarben. — Hereditas, XXII, 241—268.
26. — 1937. Über einen *Phaseolus*-Typus mit abwärts geneigten Blättern und seine Vererbung. — Bot. Notiser, 341—354.
27. — 1939 a. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. XIV. Über die Wirkung der Gene *P, C, J, Ins, Can, G, B, V, Vir, Och* und *Flav*. — Hereditas, XXV, 255—288.

28. Lamprecht, H. 1939 b. Über Blüten- und Komplex-Mutationen bei *Pisum*. — Z. f. ind. Abst.- u. Vererbsl., LXXVII, 177—185.
29. — 1940 a. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. XV. Über die Vererbung der Mehrfarbigkeit der Testa. — Hereditas, XXVI, 65—99.
30. — 1940 b. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. XVI. Weitere Beiträge zur Vererbung der Teilfarbigkeit. — Hereditas, XXVI, 277—291.
31. Lenz, F. 1921. Über spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen. — Z. f. ind. Abst.- u. Vererbsl., XXV, 222—231.
32. Martins Mano, Th. 1905. Nucléole et chromosomes. Dans le méristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. — La Cellule, XXII, 57—77.
33. Mayer-Gmelin, H. 1916. Croisements spontanés chez le haricot commun. — Arch. Néerl. d. Sc. exactes et natur. III B, 43—57.
34. Mendel, G. 1866. Versuche über Pflanzenhybriden. — Verhandl. d. naturforsch. Ver. Brünn. IV, 3—47.
35. Nilsson-Ehle, H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. — Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Afd. 2, V/2, 1—122.
36. Ostwald, W. Farbentafeln, bearbeitet von der Deutschen Werkstelle für Farbkunde. — Erfurt.
37. Reinhardt, L. 1911. Kulturgeschichte der Nutzpflanzen. — München.
38. Renner, O. 1929. Artbastarde bei Pflanzen. — Handb. d. Vererbungsw. Berlin.
39. Répertoire de Couleurs, publié par la Société française des Chrysanthémistes et René Oberthur, 1905. — Paris.
40. Ridgway, R. 1912. Color Standards and Color Nomenclature. — Washington.
41. Schiemann, E. 1921. Fremd- und Selbstbefruchtung bei Bohnen nach Auslese-versuchen. — Z. f. ind. Abst.- u. Vererbsl., XXV, 232—251.
42. Shaw, J. K. 1913. The Inheritance of Blossom Color in Beans. — 25. Annual Rep. Mass. Agric. Exp. Stat. 24 p., 1 pl.
43. Shaw, J. K. and Norton, J. B. 1918. The Inheritance of Seed Coat Colours in Garden Beans. — Mass. Agr. Exp. Stat. Bull., 185, 59—104.
44. Sverdrup, A. 1927. Linkage and Independent Inheritance in *Pisum sativum*. — J. of Genetics, XVII, 221—251.
45. Tjebbes, Kl. 1921. Afwijkende resultaten bij boonenkruisingen. — Handelingen van het XVIIIe Nederl. Natuur- en Geneeskundig Congres. 2 p.
46. — 1927. Die Samenfarben in Kreuzungen von *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus*. — Hereditas, IX, 199—208.
47. Tschermak, E. von. 1901. Weitere Beiträge über Verschiedenwerthigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. — Z. landw. Versuchsw. in Österreich, 95 S. 1 Taf.
48. — 1902. Über die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge. — Z. landw. Versuchsw. in Österreich, 81 S. 1 Taf.
49. — 1904. Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. — Z. landw. Versuchsw. in Österreich, IV + 106 S.
50. — 1912. Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. — Z. f. ind. Abst.- u. Vererbsl. VII, 81—234.
51. — 1923. Anmerkungen in G. Mendel, Versuche über Pflanzenhybriden, Ostwalds Klassiker, 4. Aufl., 54—68.

52. Tschermak, E. von. 1933. Über einige bei reziproker Kreuzung nur selten gelingende Bastarde. — Der Züchter, 5, 123—128.
53. Uphof, J. C. Th. 1922. Eine polymorphe F_1-Generation aus der Kreuzung von *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus multiflorus*. — Z. f. ind. Abst.- u. Vererbsl., XXIX, 186—192.
54. Wager, H. 1904. The Nucleolus and Nuclear Division in the Root-Apex of *Phaseolus*. — Ann. of Bot. 18, 29—55.
55. Weinstein, A. I. 1926. Cytological Studies on *Phaseolus vulgaris*. — Amer. J. of Bot., 13, 248—263.

INHALT.

Einleitung 51
Die beiden Arten *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus* sowie bisher über Kreuzungen zwischen diesen Bekanntes 53
Botanisch-systematische Abgrenzung und Zytologie 53
Der Bastard *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus* 56
F_2 und höhere Generationen der Kreuzung *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus* 61
Zusammenfassender Rückblick und Problemstellung 64
Blütenbiologie und Methodik 67
Kreuzungstechnik 71
Kreuzbarkeit 72
Ausgangsmaterial und Kreuzungsübersicht 73
Kreuzungseltern 73
Kreuzungsübersicht 78
Die F_1-Generationen von *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus* 81
Beschreibung der F_1-Pflanzen 85
Die Sterilitätsverhältnisse in den F_1-Generationen 91
Zytologische Verhältnisse in den F_1-Generationen 95
Zusammenfassung der F_1-Ergebnisse 97
Die F_2-Generationen von *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus* 102
Allgemeine Charakteristik der Kreuzungen 102
Spaltungserscheinungen in höheren Generationen von *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus* 113
Die Stellung der Keimblätter 113
Die Vererbung der Narbenform 115
Die Vererbung der Blütenfarbe 117
Die Infloreszenztypen 123
Die Eigenschaften der Blätter 129
Die *angustifolia*-Typen 133
Der Habitus 136
Die Zwerge 143
Die Eigenschaften der Samen 146

Zusammenfassung der Spaltungsergebnisse in *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen 147

Die Kreuzungen zwischen *multigaris*- und *vulgaris*- bzw. *multiflorus*-Linien 151

Zusammenfassung der Ergebnisse in *multigaris*- und Vergleich mit *vulgaris* × *multiflorus*-Kreuzungen 158

Besprechung der Gesamtergebnisse 161

Summary 168

Zitierte Literatur 171